

Farbensehen bei Bienen: Wahrnehmung der Farbsättigung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereichs Biologie
der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Edmund Lieke

Berlin ~~1984~~

1985



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548822_0020

FARBENSEHEN BEI BIENEN:

WAHRNEHMUNG DER FARBSÄTTIGUNG

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

des

Fachbereichs Biologie

der

Freien Universität Berlin.

vorgelegt von

Edmund Lieke

Berlin 1984.

Leiter der Arbeit:

Prof. Dr. R. Menzel

Referent:

Prof. Dr. R. Menzel

Koreferent:

Prof. Dr. H. Terstiege

Tag der Verkündigung des Prüfungsergebnisses: 6. Februar 1985

Malerfreude

Äcker tragen Korn und kosten Geld
Wiesen sind von Stacheldraht umlauert,
Notdurft sind und Habsucht aufgestellt,
Alles scheint verdorben und vermauert.

Aber hier in meinem Auge wohnt
Eine andre Ordnung aller Dinge,
Violett zerfließt und Purpur thront,
Deren unschuldvolles Lied ich singe.

Gelb zu Gelb, und Gelb zu Rot gesellt,
Kühle Bläuen rosig angefliegen!
Licht und Farbe schwingt von Welt zu Welt,
Wölbt und tönt sich aus in Liebeswogen.

Geist regiert, der alles Kranke heilt,
Grün klingt auf aus neugeborener Quelle,
Neu und sinnvoll wird die Welt verteilt
Und im Herzen wird es froh und helle.

Hermann Hesse

<u>Inhaltsverzeichnis</u>	<u>Seite</u>
1 Definitionen	1
1.1 Physikalisch/physiologische Größen	1
1.2 Valenzmetrische Größen	1
1.3 Helmholtz-Maßzahlen	2
1.4 Selbstverwendete Definitionen	2
2 Einleitung	3
2.1 Farbsehsystem des Menschen	9
2.2 Farbsehsystem der Biene	12
2.3 Ziel der Arbeit	13
2.4 Methodischer Vergleich zwischen laufenden und fliegenden Bienen	15
3 Material und Methode	16
3.1 Andressur der Sammelschar	16
3.2 Apparatur	16
3.2.1 Laufgänge	16
3.2.2 Lichtreize	19
3.2.3 Auswahl der Spektralfarben	22
3.2.4 Messung der Lichtintensität	22
3.3 Andressur einer Biene und Test	23
3.4 Mischung von Reizen gleicher Helligkeit	25
3.5 Berechnung der Farborte im Farbraum und in der Farbtafel	26
3.6 Auswertung der Ergebnisse	28
4 Ergebnisse	30
4.1 Dressierbarkeit der Bienen in der Apparatur	30
4.1.1 Symmetrie der Apparatur	30
4.1.2 Spontanläufe	32
4.1.3 Dressur der Bienen	32

4.2	Subjektive Helligkeit der Farben und des Weißlichts	33
4.3	Spektrale Empfindlichkeit	37
4.4	Wahrnehmung der chromatischen Reinheit von Farben	39
4.4.1	Versuchsablauf	39
4.4.2	Auswertung der Versuche	42
4.4.2.1	Vergleich der Läufe und des Durchsteckens des Rüssels	42
4.4.2.2	Ergebnisse der Diskrimination chromatischer Reinheiten gegen weiß	43
5	Diskussion	46
5.1	Dressierbarkeit der Bienen	46
5.2	Spektrale Empfindlichkeit	46
5.3	Sonderstellung von weiß	48
5.4	Wahrnehmung der chromatischen Reinheit	50
5.4.1	Zerlegung der Wahlfunktion	50
5.4.1.1	Wahl der Dressurmarke	52
5.4.1.2	Wahlwechsel	55
5.4.2	Ergebnisse von Bobeth	57
5.4.3	Eigene Ergebnisse	58
5.4.4	Inkrementelle Schwelle der Sättigungswahrnehmung	61
5.4.5	Farbsättigung	63
5.5	Kritik am Experiment und der Schlußfolgerung	65
6	Zusammenfassung	65
7	Danksagung	66
8	Literatur	67

1 Definitionen

1.1 Physikalisch/physiologische Größen

Da Sehsysteme aus dem Bereich des elektromagnetischen Spektrums nur einen winzigen Ausschnitt (ca. eine Oktave) wahrnehmen, und auch diesen mit sehr unterschiedlicher Empfindlichkeit, muß streng zwischen den physikalischen Größen, die das elektromagnetische Strahlungsfeld kennzeichnen und den Größen der Photometrie, die die physiologische Wahrnehmung betreffen, unterschieden werden.

Der Leuchtdichte in Watt/m^2 entspricht die Helligkeit in Lux bzw. der Hellbezugswert, der für Pigmentfarben das Intensitätsverhältnis zur matten weißen Fläche unter gleicher Bestrahlung angibt.

Die wahrgenommenen Farben bezeichnet man durch ihren Buntton (früher Farbton) bzw. den Bunttonwinkel. Ihnen entspricht auf physikalischer Ebene die dominante oder bunttongleiche Wellenlänge.

Dem spektralen Leuchtdichteanteil oder spektralen Farbanteil entspricht die Buntheit oder Sättigung.

1.2 Valenzmetrische Größen (aus DIN 5033)

Farbvalenz - Die Bewertung eines Farbreizes durch die drei Empfindlichkeitsfunktionen des Auges führt zu einer einheitlichen Wirkung - der Farbvalenz -, die im weiteren Verlauf des Sehprozesses eine Farbempfindung zur Folge hat. Sie wird durch drei Farbmaßzahlen beschrieben.

Farbart - Farbvalenzen, die sich nur durch ihre Leuchtdichte oder ihren Hellbezugswert (siehe Kapitel 1.1) voneinander unterscheiden, besitzen die gleiche Farbart.

Farbwerte - Durch lineare, additive Bewertung der in das Auge einfallenden Strahlung mit den drei Spektralwertfunktionen ergeben sich drei Farbwerte. Sie werden zur Beschreibung der Farbvalenzen benutzt.

Farbstimmung - Der Zustand des Auges, bei dem es sich an die im Gesichtsfeld herrschende Farbe angepaßt hat, heißt Farbstimmung. Der Übergang zu einer anderen Farbstimmung wird Farbumstimmung genannt. Lichter gelten als unbunt, wenn eine aselectiv reflektierende Fläche nach Einstimmung des Auges auf dieses Licht als unbunt angesehen wird. Ihre drei Farbwerte sind dann gleich - das unbunte Licht bildet die Mittelpunktvalenz eines Farb- raumes mit den drei Farbwerten als Achsen.

Farbwertanteile - Aus den Farbwerten lassen sich zur Kennzeichnung einer

Farbart die Farbwertanteile ableiten. Da die Summe der drei Farbwertanteile gleich eins ist, können sie als Koordinaten eines Farbortes in einer Ebene (Farbtafel) zur grafischen Darstellung der Farbarten verwendet werden.

1.3 Helmholtz-Maßzahlen

Nach Helmholtz kann eine Farbvalenz (außer bei Purpurfarben) als additive Mischung aus einer geeigneten Spektralfarbe mit Unbunt aufgefaßt werden.

Die Wellenlänge dieser Spektralfarbe kennzeichnet den valenzmetrischen Buntton. Deshalb heißt sie die bunttongleiche Wellenlänge λ_d ; sie wird in nm angegeben.

Der Anteil der Spektralfarbe in der Mischung mit Unbunt kennzeichnet die Sättigung. Er wird entweder aus den Farbwerten ermittelt und dann als spektraler Farbanteil p_e bezeichnet oder aus den photometrischen Werten und heißt dann spektraler Leuchtdichteanteil p_c .

1.4 Selbstverwendete Definitionen

Arbeitet man mit Invertebraten, so ist man nicht zwingend an die Definitionen und Vorschriften der CIE (Commission Internationale de l'Éclairage), die DIN-Normen und die Helmholtz-Definitionen gebunden. Dies ist z.T. auch notwendig, da sich obige Definitionen allein auf das Sehsystem des Menschen beziehen.

Die Helligkeitseinheit Lux bezieht sich auf die photopische Spektralfunktion des Menschen; Bienen sehen nicht nur in einem anderen Spektralbereich, sondern haben auch einen anderen Verlauf ihrer Spektralfunktion. Man müßte somit erst einmal eine entsprechende Einheit definieren (was an dieser Stelle jedoch nicht geschehen soll). Auch auf der physikalischen Seite kann man eine andere Einheit wählen. Da wir wissen, daß Fotorezeptoren nicht auf Lichtenergie, sondern auf Lichtquanten reagieren, ist es sinnvoller, die Lichtintensität in Quanten*cm⁻²*sec⁻¹ anzugeben.

Da die Einteilung nach Buntton oder Bunttonwinkel auf unserer verbalen Einteilung der Farben in blau, grün, gelb, rot und purpur sowie Zwischenstufen wie z.B. orange oder blaugrün basiert, ist eine solche Angabe für Bienen sinnlos. Eine Farbe beschreibt man daher am besten durch die physikalische Wellenlänge; hier sollte kein Unterschied zum Sehsystem des Menschen gemacht werden.

Die Angabe der Farbsättigung bezieht sich im DIN-Farbsystem auf die menschliche Farbtafel, eine entsprechende Einheit auf rein physikalischer

Ebene ist bisher nicht definiert. Ich bezeichne daher das Verhältnis aus der Intensität der monochromatischen Farbe zur Gesamtintensität als chromatische Reinheit. Als Farbsättigung soll hier nur die Wahrnehmung der chromatischen Reinheit bezeichnet werden (siehe auch Kapitel 3.4).

Die valenzmetrischen Definitionen können übernommen werden – beziehen sich hier jedoch nicht auf den Wahrnehmungs-Farbraum, sondern auf einen Farbraum, der durch die Verarbeitung der Lichtreize durch die Fotorezeptoren gegeben ist. Da jedoch unbekannt ist, wie weißes Licht von ihnen bewertet wird (es wurden noch keine Messungen gleichzeitig an allen drei Farbrezeptortypen innerhalb eines Ommatidiums gemacht), wird hier ebenfalls angenommen, daß Weiß die Mittelpunktswalenz bildet.

2 Einleitung

Da wir Menschen überwiegend visuell orientierte Lebewesen sind, beschäftigen wir uns schon seit langem mit den Problemen des Sehens und speziell des Farbensehens.

Bereits die alten Höhlenzeichnungen unserer Vorfahren sind z.T. farbig, wobei die verwendeten Farben wohl kulturelle (religiöse) Bedeutung hatten. Hier sind wir jedoch vollkommen auf Vermutungen angewiesen, da es außer den Zeichnungen keine weiteren Überlieferungen gibt. Da jedoch die Farben der Zeichnungen teilweise von der Natur abweichen, ist es zumindest möglich, daß unsere Ahnen bereits ein Konzept von der subjektiven Erlebniswelt der Farben hatten.

Heute belegen wir diese subjektiven Farberlebnisse mit Begriffen wie warme oder kalte Farben, reine oder verschmutzte Farben oder wir ordnen Farben in eine Reihenfolge von Lieblingsfarben zu Farben, die wir nicht mögen. Selbst die kulturelle und religiöse Benutzung von verschiedenen Farben ist noch in unserer heutigen Zeit zu finden. So sind Babysachen für Jungen blau, für Mädchen dagegen rosa. Schwarz ist die Farbe der Trauer, Weiß dagegen trägt man zur Hochzeit. Daß die Farbbedeutung nicht überall gleich ist, sieht man daran, daß im asiatischen Bereich z.B. nicht Schwarz sondern Weiß die Farbe der Trauer ist. Im Orient ist Blau die Farbe Allahs und Grün die Farbe des Propheten, bei uns ist nach wie vor Purpur die Farbe der Könige. Es gibt auch feste Verknüpfungen zwischen verschiedenen Handwerksberufen und der Farbe der Arbeitskleidung, wie ein bekanntes Kinder-

lied belegt.

Aber auch in unseren Arbeitsräumen kommt den Farben eine subjektive Bedeutung zu: eine grüne oder okerfarbene Umwelt stimmt uns ruhig, Gelb macht uns dagegen aggressiv. Nicht vergessen sollten wir dabei auch die Bedeutung der Farben in der Werbung, wo ein "gutes" Putzmittel in einer blauen Verpackung angeboten werden muß, Nahrungsmittel dagegen überwiegend in Verpackungen mit warmen Orange- oder Brauntönen zu finden sind.

Erste Überlieferungen vom Versuch, Farben nicht nur subjektiv sondern auch objektiv zu beschreiben, haben wir bereits aus vorchristlicher Zeit. Pythagoras schrieb z.B., daß vom Auge ein Dampf (Opsis) ausgeht, der vom Objekt reflektiert wird. Die Veränderung dieses Dampfes gibt uns dann einen Aufschluß über Form und Farbe des Körpers. Demokrit nahm dagegen eine Interaktion der Strahlen vom Auge und vom Objekt in Form des Zusammendrucks der Luft an. Platon wiederum schrieb, daß sich das Feuer vom Auge und vom Objekt im "nassen" Element auslöschen und dabei der Farbeindruck entsteht, sowie ein Leuchten.

Erst im 17. Jahrhundert wurden dann weitere Versuche unternommen, das Farbensehen zu beschreiben. 1611 machte A. Dominius seine ersten Versuche mit Prismen, die das Sonnenlicht zerlegten. Newton führte diese Experimente weiter und entwickelte ein Gerät zur Farbmischung. Seine ersten Ergebnisse beschreibt er in seiner "A new theory of light and colours". Daraus entwickelte dann 1802 Thomas Young seine Theorie des Drei-Farben-Sehens. 1810 veröffentlichte Goethe seine Farbenlehre und 1853 stellte H. Grassmann die heute nach ihm benannten Gesetze zur Farbmischung auf. Weitere Stufen des Farbsehens bestiegen dann 1860 J. Maxwell, der mit einer Weiterentwicklung des Newton'schen Farbmischgeräts das Spektrum eichte und H. Helmholtz, der seine Ergebnisse 1866 im "Handbuch der physiologischen Optik" veröffentlichte. Um die Jahrhundertwende stellte dann E. Hering den bisherigen Theorien seine Vier-Farben-Theorie gegenüber, die im wesentlichen auf dem Antagonismus von rot und grün sowie blau und gelb basiert. 1905 fasste dann J. Kries die Drei- und die Vier-Farben-Theorien in seiner Zonentheorie zusammen, die bis heute noch Gültigkeit hat.

Ausgehend von der Drei-Farben-Theorie wurden verschiedene Methoden entwickelt, die Wahrnehmung der unterschiedlichen Farben mathematisch zu beschreiben und die Ergebnisse darzustellen. Das erste Farbdreieck konstruierte Maxwell für das menschliche Farbsehsystem. Aus diesem gingen dann später die Farbtafeln der CIE und die DIN-Farbtafeln (Abbildung 4)

hervor. Rushton (1972) entwickelte dann eine Farbtafel, die die Erregung der Zapfen darstellt. Ein ähnliches Erregungsmodell wurde von Menzel (1977) für die Biene und von Schlecht (1979) für die Motte beschrieben.

Sicher ist aber heute, daß die Entwicklung des Farbensehens im Verlaufe der Evolution es ermöglicht hat, viel mehr Kontraste in der Umwelt wahrzunehmen, als für Sehsysteme, die nur auf eine Rezeptorart angewiesen sind.

Wie bereits Maxwell (1860) feststellte, kann ein einzelnes Rezeptorsystem keine Farben unterscheiden, da es nicht zwischen Farbe und Helligkeit differenzieren kann. König (1894) erklärte dies durch das von ihm erkannte Univarianzprinzip, das besagt, daß die Rezeptorerregung nur von der Anzahl der absorbierten Lichtquanten, nicht aber von deren Frequenz abhängt.

Gouras und Zrenner (1981b) haben dies sehr anschaulich für das menschliche Farbsehsystem dargestellt; in der Abbildung 1a wird dies nochmals veranschaulicht, wobei hier die spektralen Empfindlichkeiten der drei Fotorezeptoren der Honigbiene zur Erklärung dienen. Ein Hintergrund werde in der Farbe A mit der Intensität 1 geboten; vor diesem befindet sich eine Figur in der Farbe C mit derselben Intensität. Ein solcher Kontrast kann von einem Rezeptor wahrgenommen und die Figur somit erkannt werden (dies hängt natürlich auch noch von anderen Parametern wie Größe der Figur, Öffnungswinkel und Dichte der Rezeptoren sowie den Eigenschaften eines vorhandenen dioptrischen Apparates ab). Werden jedoch die Intensitäten verändert, so gibt es trotz des chromatischen Kontrastes genügend Kombinationen, bei denen kein Erregungskontrast der Rezeptoren mehr besteht und die Figur somit nicht mehr wahrgenommen werden kann.

Aushilfe schafft jetzt ein zweites Rezeptorsystem (Abbildung 1b), das nun sogar einen starken Erregungskontrast erhält. Bietet man jetzt jedoch eine Figur mit den Farben A+C gegen einen Hintergrund der Farbe B und stellt die Intensitäten entsprechend ein, so gibt es Möglichkeiten, Kontraste zu erzeugen, die weder vom ersten noch vom zweiten Rezeptorsystem wahrgenommen werden können.

Hier hilft jedoch ein drittes Rezeptorsystem (Abbildung 1c), das eine von den beiden Anderen verschiedene spektrale Empfindlichkeit hat und jetzt diesen Kontrast aus einer einzelnen Farbe und einer Mischfarbe unterscheiden kann.

Ein solches Sehsystem mit drei verschiedenen Rezeptorpopulationen läßt sich nun natürlich auch überlisten. Mischt man auf der Figur drei

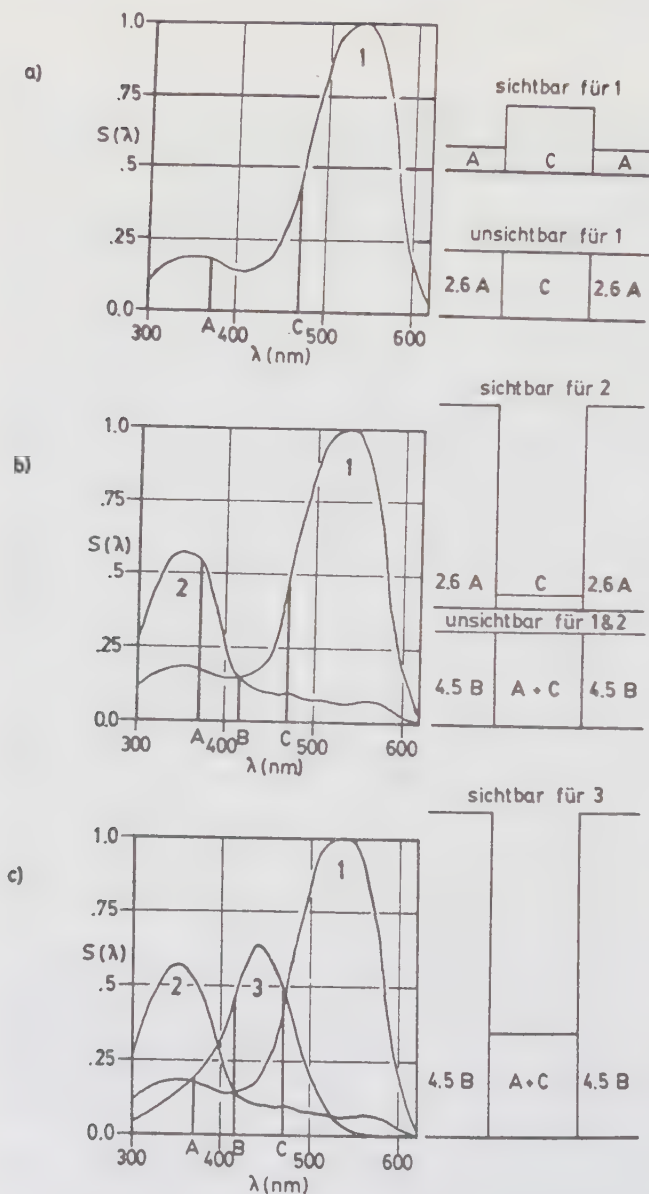


Abbildung 1: Notwendigkeit von 3 spektral verschiedenen Sehrezeptoren. A, B, C - verschiedene Wellenlängen gleicher Intensität (Nach Gouras und Zrenner 1981b umgezeichnet). Nähere Beschreibung siehe Text.

ausgewählte Farben im richtigen Intensitätsverhältnis und im Hintergrund zwei Farben, so gibt es sicherlich auch hier Kombinationen, bei denen keiner der drei Rezeptoren einen Kontrast abbilden kann.

Solche dreigipfligen Farben sind in der Natur jedoch äußerst selten. Pflanzenteile reflektieren im sichtbaren Bereich nur ein- oder zweigipflig (Kevan 1978, eigene Messungen: Abbildung 2) und das beleuchtende Himmelslicht hat im selben Bereich auch nur ein Maximum (Abbildung 3). Somit sind die natürlichen Farbreize maximal zweigipflig und es besteht keine Notwendigkeit für ein viertes Farbrezeptorsystem.

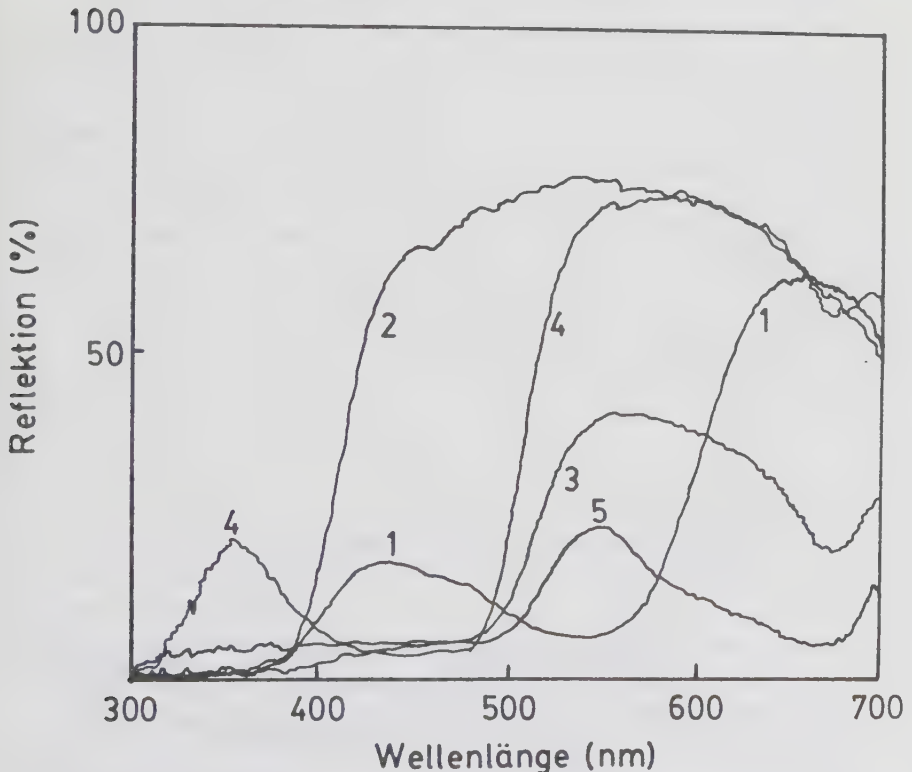


Abbildung 2: Reflektion natürlicher Objekte. 1 - rote Blüte von *Castanea sativa* (Edelkastanie); 2 - Zungenblüten von *Bellis perennis* (Gänseblümchen); 3 - Röhrenblüten von *B. perennis*; 4 - Blüte von *Laburnum vulgare* (Goldregen); 5 - Blatt von *Fagus sylvatica* (Rotbuche). Die Reflektionskurven wurden gegen MgO als Standard mit der aseptiven Reflektion 1 gemessen.

Trotzdem sind bei einigen Tieren mit einem extrem großen spektralen Sehbereich vier verschiedene Rezeptorsysteme bekannt. Walls (1942) beschrieb dies zuerst für einige Vögel, Govardovskii und Zueva (1977) fanden vier Rezeptoren bei Tauben und Hühnern, Goldsmith et al. (1981) bei Kolibris. Auch bei einigen Insekten sind vier Rezeptoren nachgewiesen (Schmetterlinge, Langer et al. 1979; Libellen, Meinertzhagen et al. 1983). Kretz (1979) nimmt auch für Ameisen ein tetrachromatisches Sehsystem an. Jedoch ist über alle diese Sehsysteme bisher nicht bekannt, wie sie funktionieren.

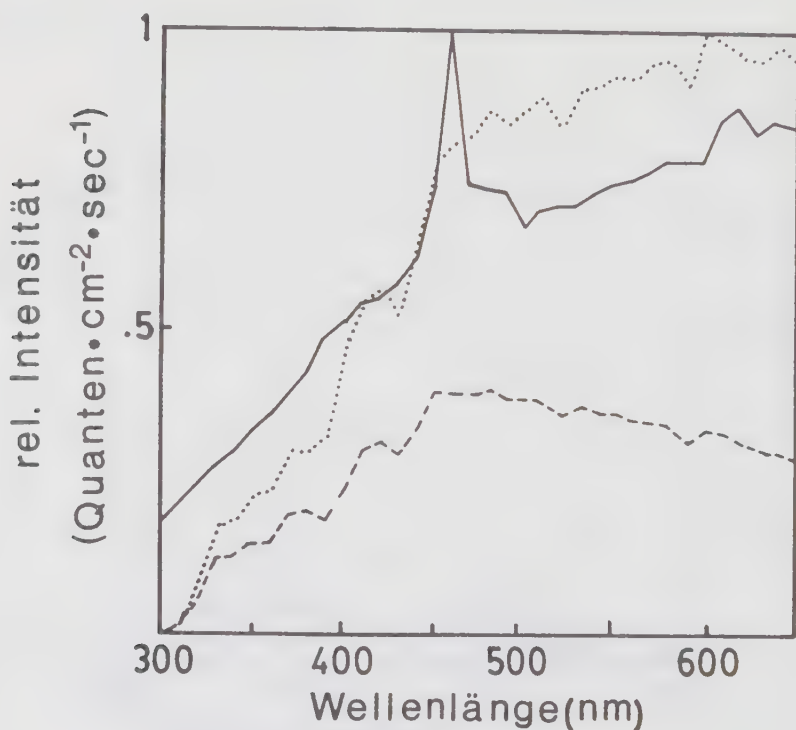


Abbildung 3: Spektren natürlicher und künstlicher Lichtquellen. Durchgezogene Linie - Xenonlampe; punktierte Linie - globale Himmelsstrahlung; gestrichelte Linie - diffuse Himmelsstrahlung (ohne direktes Sonnenlicht). Kurven für die Himmelsstrahlung aus Henderson 1970.

Man darf nun aber nicht davon ausgehen, daß ein Lebewesen, das mindestens drei verschiedene Fotorezeptoren hat auch Farben sehen kann, dies muß erst tatsächlich nachgewiesen werden. Dieser Nachweis aber kann sehr schwierig werden, denn es ist möglich, daß ein Tier in einer Situation Farben sehen kann, in einer anderen dagegen nicht.

Seit v. Frisch (1914) wissen wir, das Bienen Farben sehen können, Kaiser und Liske (1974) fanden aber in der Optokinetik keine Farbunterscheidung, die Optomotorik wird nur durch die Grün-Rezeptoren gesteuert (Kaiser und Bishop 1970; Menzel 1973; Kaiser 1975), die Fototaxis dagegen durch die UV-Rezeptoren (Labhardt 1974; Kaiser et al. 1977) und auch die Orientierung nach polarisiertem Licht wird über ein UV-System ermöglicht (Menzel und Snyder 1974; Helversen und Edrich 1974).

Es sind heute mehrere Spezies bekannt, die verschiedene Farben unterscheiden können, oder von denen es zumindest vermutet wird. Neben dem Menschen wurde Farbsehen bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und verschiedenen Säugern nachgewiesen (siehe Rodieck 1973). Bei Tintenfischen wird ein Farbsehen vermutet (Kühn 1933, 1950), bei Springspinnen (Kaestner 1950), Fliegen (Fukushi 1976, Menne und Spatz 1977) sowie Bienen (v. Frisch 1914 und viele Nachfolger) ist es nachgewiesen.

Trotz zahlreicher Untersuchungen sind aber noch längst nicht alle Fragen der Farbwahrnehmung und besonders der zentralnervösen Verarbeitung der Rezeptorsignale geklärt.

2.1 Farbsehsystem des Menschen

Daß der Mensch überhaupt verschiedene Farben unterscheiden kann, wurde in zahlreichen Farbmischexperimenten (Newton 1704; Maxwell 1855a, 1855b, 1860; v. Helmholtz 1852, 1866, 1924; König und Dieterici 1892; Young 1802; Abney 1913) nachgewiesen.

Alle diese Experimente dienten letztlich der Aufstellung einer Metrik der Farbwahrnehmung. Neben diesen ersten mathematischen Farbbeschreibungen wurden die etwas anschaulicheren Farbtafeln und -atlanten von Runge (1840), Ostwald (1923-24) und Munsell (1905, 1929) erstellt, die z.T. noch heute benutzt werden.

Um den weltweiten Streitigkeiten, welches System nun benutzt werden soll, aus dem Weg zu gehen, wurde 1931 von der CIE das erste allgemein verbindliche System vorgeschlagen, das auf Daten von Guild (1931) und Wright (1927-28, 1928-29, 1929-1930) basiert. Dieses System bezog sich auf

den 2^o-Normalbeobachter. Schon bald erkannte man, daß auch für nicht punktförmige Objekte ein einheitliches System zur Beschreibung der Farbwahrnehmung notwendig wurde und so wurde 1964 das CIE 10^o-Normalbeobachtersystem herausgegeben, das auf den Untersuchungen von Stiles (1955), Stiles und Burch (1959) sowie zum geringen Teil auf Ergebnisse von Speranskaya (1959) fußt. Diese internationalen Vorschläge sowie spätere Ergänzungen wurden dann von den nationalen Normenausschüssen (DIN 5033, DIN 6164) übernommen.

Alle diese Normen beschreiben jedoch nicht die physiologischen Prozesse der Farbwahrnehmung sondern dienen nur der Kommunikation zwischen den Lichttechnikern und der farbstoffproduzierenden und -verwendenden Industrie. Mit ihnen läßt sich auch nur die Gleichheit oder Ähnlichkeit von Farben beschreiben, nicht jedoch die Unterschiedlichkeit. Zudem haben diese Normen für den Physiologen noch den Nachteil, daß sie mit imaginären Farben, also technisch nicht herstellbaren Farben, arbeiten. Außerdem beschreiben diese Normen Mischungen von Lichtenergien, obwohl wir heute wissen, das Sehzellen nicht auf die Energie sondern auf die Anzahl der Lichtquanten reagieren.

Alle diese Nachteile wurden bereits von Rushton (1972) erkannt, der deshalb einen Farbraum und eine Farbtafel beschrieb, die mit den Erregungen der drei Farbrezeptoren arbeitet. Die Erregungen werden hierbei nicht von der Lichtenergie sondern nur von der Anzahl der von den Sehpigmenten absorbierten Quanten erzeugt.

Sowohl die mathematische Beschreibung der Farbwahrnehmung als auch die der Zapfenerregung können jedoch weder die Phänomene des simultanen oder sukzessiven Farbkontrastes noch das der Farbkonstanz beschreiben. Erste Versuche in dieser Richtung wurden von Land (1977) mit seiner Retinex-Theorie unternommen, wobei zumindest die Farbkonstanz beschrieben wird. Jedoch wurde aus der Retinex-Theorie bisher noch kein umfassendes Wahrnehmungsmodell entwickelt, obwohl erste Ansätze hierzu existieren (Land 1983).

Neben diesen Beschreibungen der Farbwahrnehmung wurden auch Versuche gemacht, die Verarbeitung der Farbsignale zu analysieren. Erste Messungen der spektralen Absorption in den Rezeptoren wurden von König und Dieterici (1892) gemacht, die die Drei-Farben-Theorie auf der Rezeptorebene erklärten. Den Antagonismus bestimmter Farben kann man dagegen auf der Ebene der Interneuronen erklären, wie Ableitungen von De Valois (1960),

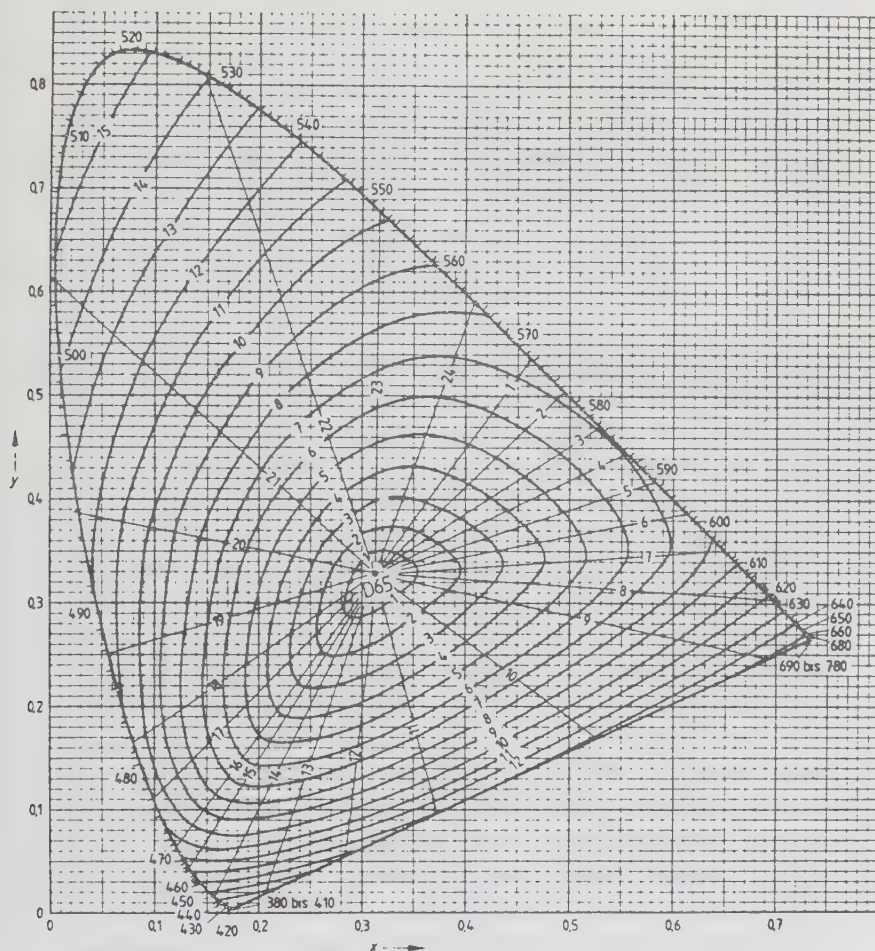


Abbildung 4: Normfarbtafel für Normlichtart D 65 (Tageslicht bei 6500 K) und den 2°-Normalbeobachter mit Linien gleichen Bunttons (Strahlen) und Linien gleicher Sättigung (konzentrische Kurvenzüge). Die Abbildung wurde aus DIN 6164 übernommen, die Sättigungsstufe S=6 wurde experimentell ermittelt.

Wiesel und Hubel (1966), Gouras und Zrenner (1979, 1981), Zrenner und Gouras (1981) sowie vieler Anderer aus dem corpus geniculatum laterale (CGL) und verschiedenen Regionen des visuellen Cortex zeigen.

Im CGL findet man räumlich/chromatisch antagonistische Zellen, deren Sehfeld kreisförmig konzentrisch ist. Im Zentrum erhält man z.B. auf blau eine Exzitation, in der Peripherie dagegen eine Inhibition. Im Cortex findet man dann doppelt antagonistische Felder: im Zentrum erhält man z.B. eine Exzitation bei Rot- und eine Inhibition bei Grünbeleuchtung, in der Peripherie dagegen eine Exzitation bei Grün- und eine Inhibition bei Rotbeleuchtung.

2.2 Farbsehsystem der Biene

Erst seit den Untersuchungen von v. Frisch (1914) wissen wir, daß Bienen einen blauen Karton von vielen anderen Pappen in verschiedenen Grauabstufungen unterscheiden können und somit ein Farbsehsystem haben.

Ebenso wie der Mensch besitzen sie drei spektral verschiedene Rezeptorsysteme (Autrum und v. Zwehl 1964), jedoch ist der Spektralbereich gegenüber dem des Menschen um ca. 100 nm zum Ultraviolett hin verschoben.

Schon früh wurden Farbmischexperimente gemacht (Daumer 1956), die auch die Aufstellung einer Farbmatrik der Biene ermöglichen sollten, jedoch ist die Anzahl der gemachten Mischungen bisher zu gering. Somit bleibt nur der Weg von Rushton, eine Farbtabelle der Rezeptorerregungen zu erstellen. Die erste bekannte Farbtabelle stammt von Menzel (1977), jedoch ist sie noch sehr ungenügend (der Spektralfarbenzug hat z.B. einige konvexe Bereiche). Weitere Farbtabelle der Biene sind von Neumeyer (1980, 1981) und von Menzel und Lieke (1983) publiziert worden. Unterschiede ergeben sich vor allem durch verschiedene Annahmen über die Höhe von Nebenmaxima der spektralen Rezeptorempfindlichkeiten.

Die spektrale Empfindlichkeit im Verhalten scheint im Gegensatz zu der des Menschen dreigliedrig zu sein, die Wellenlängenunterscheidungsfunktion ist dagegen der des Menschen im Prinzip ähnlich (v. Helversen 1972).

Auch bei der Biene gibt es die Phänomene des simultanen (Kühn 1924, 1927; Neumeyer 1980) und des sukzessiven Farbkontrastes (Neumeyer 1981) sowie das der Farbkonzanz (Neumeyer 1981), jedoch sind wir auch hier noch weit davon entfernt, sie erklären zu können.

In den optischen Loben der Bienen findet man auch breitbandige Helligkeitsneuronen sowie Gegenfarbneuronen (Menzel 1974; Kien und Menzel

1977a,b; Hertel 1980), wobei letzte aber nicht gleichzeitig auch einen räumlichen Antagonismus zeigen.

Verhaltensexperimente von Menzel und Lieke (1983) zeigen aber, daß es auch bei Bienen einen räumlich-chromatischen Antagonismus gibt, jedoch sind die Sehfelder höchstwahrscheinlich nicht konzentrisch unterteilt, sondern eher in eine dorsale und ventrale Region. Hertel (1980) fand ein räumlich antagonistisches Interneuron, das aber nicht gleichzeitig auch einen chromatischen Antagonismus zeigte.

2.3 Ziel der Arbeit

Wie die beiden vorangegangenen Kapitel zeigen, gibt es sehr viele Ähnlichkeiten zwischen dem Farbsehsystem des Menschen und dem der Biene. Will man also etwas darüber erfahren, wie die Verarbeitung von Farben in einem Nervensystem prinzipiell funktioniert, so ist es sicherlich einfacher, dies erst einmal an Bienen zu studieren. Der technische Aufwand ist sehr viel geringer als bei Wirbeltierableitungen (keine künstliche Beatmung, keine Blutkreislaufprobleme, einfachere Ruhigstellung des Tieres) und außerdem läßt sich leicht die intraindividuelle Streuung der Meßwerte aufgrund genetischer Unterschiede der Tiere senken, da alle Bienen eines Stockes Schwestern oder Halbschwestern sind.

Bevor man jedoch die Ergebnisse von der Biene verallgemeinern darf, ist es erst einmal notwendig, die Gültigkeit der Grassmannschen Gesetze für die Bienen nachzuweisen:

1. Zur Kennzeichnung eines Farbreizes sind drei voneinander unabhängige Größen notwendig und hinreichend.
2. Das Ergebnis einer additiven Farbmischung wird nur durch das Aussehen der Farben bestimmt, nicht durch deren physikalische Zusammensetzung.
3. Alle Farbmischungsreihen sind stetig.

Die Gültigkeit des zweiten Gesetzes wurde von Daumer (1956) nachgewiesen, seine wenigen Mischungen zeigen auch keine Unstetigkeiten, was ebenfalls die Gültigkeit des dritten Gesetzes nahelegt.

Die drei unabhängigen Größen des ersten Gesetzes sind bei uns der Farbton, die Helligkeit und die Farbsättigung (siehe Abbildung 4). Die Farbtonunterscheidung wurde von v. Frisch (1914) und von v. Helversen (1972) nachgewiesen, die Helligkeitsunterscheidung von Daumer (1956), Labhardt und Wehner (1972) sowie von Labhardt (1974).

Daumer mußte die Farbsättigung mit der Helligkeit zu einer Reizwirkung zusammenfassen. Rechnerisch zeigte er jedoch eine unterschiedliche Sättigung der Spektralfarben, wobei UV am stärksten gesättigt ist. Leider ist bei Daumer nicht ganz klar, was er unter Farbsättigung versteht, außerdem sind alle Helligkeitsangaben bei ihm Lichtenergien und keine Quantenzahlen.

Bobeth (1979) griff diese Frage dann zum zweiten Mal auf. Er dressierte Bienen auf eine weiße Unterlage und bot als Testalternative ein gleich helles Weiß, dem er verschiedene Anteile monochromatischer Farben beimischte. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Wahl nur vom Farbanteil, nicht jedoch von der Gesamthelligkeit abhängt (Bobeth, Abbildungen 15-17, 20-23) und daß die Wahl nicht wellenlängenabhängig ist (Abbildung 25). Bobeth schließt daraus, daß die Bienen keine Farbsättigung wahrnehmen können, sondern nur den Farbanteil nach seiner Helligkeit beurteilen.

Den Farbanteil bezeichnet er durch die colorimetrische Reinheit p_c (der Begriff Kolorimetrie sollte nach DIN 5033 nicht mehr im Zusammenhang mit Farben benutzt werden):

$$p_c = L(\lambda)/(L(\lambda) + L(w)),$$

wobei $L(\lambda)$ und $L(w)$ die Beleuchtungsstärken des Spektral- bzw. Weißlichts sind. Somit ist

$$L(\lambda) = I(\lambda) \cdot E(\lambda),$$

worin $I(\lambda)$ die Intensität des Lichtes und $E(\lambda)$ die spektrale Empfindlichkeit der Biene (Daten aus v. Helversen, 1972) sind.

Aus dieser Definition heraus ergeben sich nun drei Probleme. Zum Ersten wurde die Lichtintensität durch die Lichtenergie und nicht die Anzahl der Quanten bestimmt und zum Zweiten wird der zu untersuchende subjektive Parameter physiologisch definiert. Es soll die Wellenlängenabhängigkeit der Farbsättigung untersucht werden, jedoch steckt bereits in der Definition der colorimetrischen Reinheit die spektrale Empfindlichkeit der Biene, die als Ergebnis der Untersuchung wieder herauskommt. Außerdem wird angenommen, daß weißes Licht nur nach seiner subjektiven Helligkeit beurteilt wird, eine Annahme, für die keine Hinweise vorliegen.

Die Wahrnehmung der Farbsättigung durch Bienen soll nun nochmals untersucht werden, wobei:

1. die physikalische Lichtintensität in Quanten pro cm^2 und sec angegeben werden soll,
2. der zu untersuchende Parameter rein physikalisch definiert sein soll (siehe Kapitel 1.4 und 3.4) und

3. weißes Licht nicht als Integral über alle Wellenlängen betrachtet werden soll, sondern im gleichen Test wie die verschiedenen Wellenlängen von der Biene selbst in seiner Helligkeit beurteilt werden soll.

2.4 Methodischer Vergleich zwischen laufenden und fliegenden Bienen

Wie bereits in Kapitel 2 dargestellt, gibt es auch bei der Biene Verhaltensweisen, in denen sie keine Farben sieht. Will man also Parameter des Farbensehens untersuchen, so haben sich Futterplatz- und Stockeingangsdressuren bisher als die geeignetsten Methoden erwiesen.

Bei Stockeingangsdressuren bekommt man sehr schnell genügend Daten, allerdings ist sie etwas schwierig und es existieren bisher auch nur wenige Vergleichsdaten.

Bei Futterplatzdressuren macht man sich zwei Verhaltensformen der Biene zunütze: zum Einen sind Bienen blütenstetig (v. Frisch 1914), sammeln also möglichst immer von der selben Pflanzenart und müssen deren Form-, Farb- und Duftmerkmale erlernen und zum Anderen sammeln sie als soziale staatenbildende Insekten sehr viel mehr, als sie selbst benötigen.

Es gibt nun zwei Methoden, eine Futterplatzdressur anzulegen, die allerdings beide Vor- und Nachteile haben. Baut man Dressur- und Testsituation so auf, daß die Bienen sich im Anflug zwischen den gebotenen Marken entscheiden müssen, so kann man gleichzeitig mit mehreren Bienen arbeiten, die dann viele Entscheidungen pro Zeiteinheit machen. Zudem hat sich gezeigt, daß die Bienen bei gut zu unterscheidenden Alternativen eine Wahlsicherheit für die dressierte Marke von 95 bis 98% erlangen. Diesen Vorteilen steht aber der Nachteil gegenüber, daß die Reize nicht exakt zu quantifizieren sind, da man nicht genau weiß, bei welcher Entfernung die Biene ihre Entscheidung trifft und somit auch nicht weiß, unter welchem Sehwinkel der Reiz in welcher Intensität erscheint.

Legt man dagegen Wert auf genau definierte Reizparameter, so muß man die Bienen in Laufgängen dressieren, wo der Entscheidungspunkt genau vorgegeben ist und sich die Parameter somit exakt angeben lassen. Die Nachteile sind jedoch die sehr viel schwierigere Dressur, die geringere Anzahl von Entscheidungen pro Zeit und auch die geringere Wahlsicherheit.

Wegen der geringeren Wahlsicherheit benötigt man jedoch eine sehr viel größere Anzahl von Entscheidungen, um Unterschiede mit gleicher statistischer Sicherheit feststellen zu können (will man z.B. einen Wahlunter-

schied gegen eine Verwechslung auf dem 1%-Niveau absichern, so benötigt man bei einer Wahl von 95% für eine Alternative 38 Entscheidungen, bei einer Wahl von 90% dagegen bereits 48 Entscheidungen). Der Zeitaufwand für das gleiche Ergebnis ist somit bei einer Dressur in Laufgängen sehr viel größer, als bei einer Anflug-Dressur.

Da der Parameter der Farbsättigung höchstwahrscheinlich beim Wiedererkennen der Blüte nur eine untergeordnete Rolle spielt (Hauptparameter sind höchstwahrscheinlich Form und Farbton), habe ich mich für die weniger effiziente Methode der Dressur in Laufgängen entschieden, da hier der Reiz physikalisch exakter zu definieren ist.

3 Material und Methode

3.1 Andressur der Sammelschar

Auf das Flugbrett eines Bienenstocks (*Apis mellifera*) wurde ein Futtergefäß mit Zuckerwasser gestellt. Nachdem ca. vier bis fünf Bienen mehrmals diese Futterquelle besucht hatten, wurde das Gefäß etwas vom Stockeingang entfernt. Hatten die Bienen die Futterquelle mehrmals besucht, so wurde sie wiederum etwas weiter entfernt. Indem so die Entfernung der Futterquelle zum Stock erst in kleinen und dann in größeren Abständen erhöht wurde, wurden die Bienen langsam bis zur Versuchsanordnung hin dressiert.

Während der gesamten Andressur befand sich unter dem Futtergefäß eine Orientierungsmarke aus einem schwarzen Stern auf weißem Grund. Nach Erreichen des Eingangs der Apparatur wurde die Marke unter dem Futtergefäß entfernt. Eine gleiche Marke wurde dafür senkrecht am Einflugtrichter der Apparatur geboten. Nach etwa einer halben Stunde besuchten ca. 20 Bienen diese Anordnung. Anschließend wurde das Futtergefäß entfernt und etwas Zuckerwasser in den Eingang der Apparatur gespritzt. Sehr schnell lernten die Bienen, von jetzt an die Futterquellen in der Apparatur zu besuchen.

3.2 Apparatur

3.2.1 Laufgänge

Die gesamte Apparatur stand in einem Labor ca. 50 m vom Stock entfernt. Das Laufgangsystem bestand aus rechteckigen Plastikröhren, die mit durchsichtiger roter Folie umklebt waren. Man konnte so die Bienen beobachten,

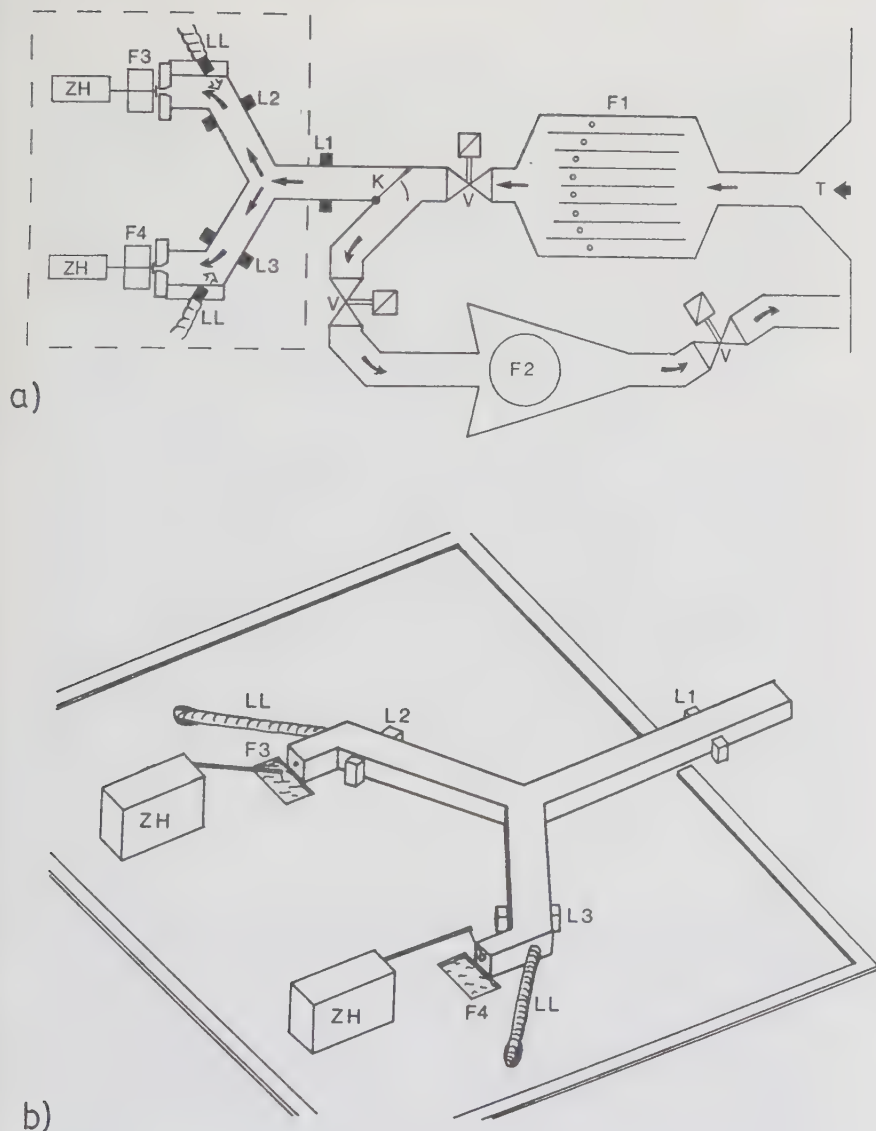


Abbildung 5: Laufapparat. a) Totalansicht; b) Ansicht der Dressur- und Testarena. F1-4: Futterplätze; K: Stellklappe; L1-3: Infrarot-Lichtschrangen; LL: Quarzlichtleiter; T: Einflugtrichter; V: Ventile; ZH: Zuckerwasserheber.

während für sie selbst die Umgebung außerhalb der Röhren dunkel erschien.

Außerhalb des Raumes befand sich ein Einflugtrichter (T in Abbildung 5a) der von einem schwarzen Stern zur Markierung des Eingangs umgeben war. Ein kurzer Verbindungsstutzen führte dann zur Apparatur, die innerhalb des Zimmers stand. Die Bienen gelangten dann zur Futterquelle F1. Durch kleine Löcher im Boden dieser Futterquelle gelangten die Bienen an einen Heber, der zyklisch in Zuckerwasser eintauchte und dieses bis dicht unter den Boden der Futterquelle hob. Hinter den Löchern befanden sich Absperrschieber.

Während der Experimente wurden die Absperrschieber entfernt und die Futterquelle F1 abgeschaltet. Die Bienen gelangten zur Futterquelle F2, einer mit Styroporkügelchen und Zuckerwasser gefüllten Schale, die von außen über einen Schlauch mit Zuckerwasser nachgetankt werden konnte. Vom Rand der Schale oder von den Kügelchen aus konnten die Bienen das Zuckerwasser erreichen. Über ein weiteres Verbindungsrohr gelangten dann die Bienen wieder ins Freie, von wo aus sie zum Stock zurückfliegen konnten. Bei den ersten Experimenten (bevor die AG Neurobiologie in ein anderes Gebäude umzog) befand sich der Ausgang oberhalb des Einflugtrichters.

An drei Stellen dieses System befanden sich Ventile (V in Abbildung 5a), die verhindern sollten, daß die Bienen in den Gängen ständig vor und zurück laufen. Eine Infrarotlichtschranke vor den Ventilen steuerte einen Elektromagneten, der ein Blechplättchen anhub, das den Durchgang versperrte. Da das Blechplättchen relativ schwer war, konnten die Bienen es nicht selbst anheben und so die Ventile nur in der "Vorwärts"-Richtung passieren.

Die "Testbiene" war durch einen Punkt (Tippex) auf dem Thorax markiert und konnte so leicht von den anderen Bienen unterschieden werden. Flog sie in den Einflugtrichter ein, so wurden alle anderen Bienen durch die Absperrschieber an der Futterquelle F1 kurzfristig zurückgehalten und nur die Testbiene durchgelassen. Die Klappe K wurde umgelegt und die Testbiene in einen dunklen Kasten mit einem Y-Rohr geleitet. Anschließend wurde die Klappe K wieder in die eingezeichnete Stellung zurückgestellt und die Absperrschieber an der Futterquelle F1 wieder hochgezogen.

Die Testarena ist in der Abbildung 5b nochmals dargestellt; sie befand sich unter einem matt schwarz gestrichenen Holzkasten. Die Testarena besteht aus einem Y-Rohr, dessen Schenkel in einem Winkel von 120° stehen, das zur Vermeidung von Duftorientierung gegen ein Anderes ausgetauscht werden kann, den drei Infrarotlichtschranken L1-3, den Enden zweier Licht-

leiter (LL) und den Futterquellen F3 und F4 mit dazugehörigen Zuckerwasserhebern (ZH). Die Lichtschranken lieferten Signale an einen Steuerrechner, der wiederum die Zuckerwasserheber ansteuerte. Diese bestanden aus einem Elektromagneten und einem horizontalen Plastikstab. Am Ende des Stabes befand sich ein Draht, dessen freies Ende zu einer Öse ausgebildet war. Diese Öse hing in einem Gefäß mit Zuckerwasser. Wurde der Magnet angesteuert, so bewegte sich die Öse mit einem Tropfen Zuckerwasser nach oben. Steckte die Biene ihren Saugrüssel durch ein kleines Loch am Ende des Y-Rohres, so konnte sie den Tropfen erreichen und Zuckerwasser aufnehmen. Das Durchstecken des Rüssels wurde mit Hilfe einer Lichtschranke (nicht eingezeichnet) registriert.

Der Durchmesser der Lichtleiter betrug 4 mm; die Enden waren 15 cm vom Entscheidungspunkt entfernt. Der Lichtreiz wurde somit unter einem Winkel von 1.5° gesehen, war also hinreichend punktförmig.

Die Zuckerwasserkonzentration an den Futterquellen F1 und F2 wurde stets so eingestellt, daß ca. 15 bis 20 Bienen hier regelmäßig sammelten. Ging die Anzahl der Bienen zurück, so wurde die Konzentration erhöht, stieg sie, so wurde die Konzentration erniedrigt. An den Futterquellen F3 und F4 war die Konzentration stets deutlich höher als an den Futterquellen F1 und F2, wobei die Konzentration an den Futterquellen F3 und F4 selbstverständlich gleich war.

3.2.2 Lichtreize

Eine 150 Watt Kurzbogen-Xenonlampe (XBO 150W/S) wurde von einem Netzteil (N in Abbildung 6) mit einem konstanten Strom von 7.5 Ampere gespeist (Spektrum der Lampe s. Abbildung 3). Der ultraviolette und sichtbare Anteil des ausgesandten Lichts wurden von einem Kaltlichtspiegel (S) reflektiert (der infrarote Anteil des Lichts wurde vom Spiegel durchgelassen) und über eine Quarzlinse (L) auf das eine Ende eines dreiarmligen Quarzlichtleiters fokussiert. An jedem Ausgang dieses Lichtleiters saß eine Quarzsammellinse, die das divergierende Licht parallelisierte. Hinter dem ersten und zweiten Ausgang befand sich je ein Satz aus vier Quarzgraufiltern (G) mit den optischen Dichten 0.5-1-1-3, so daß der entsprechende Lichtfluß in halblogarithmischen Stufen um maximal $10^{5.5}$ abgeschwächt werden konnte. Das Licht des ersten Kanals lief durch einen elektromagnetischen Verschuß (EM) auf eine Sammellinse, die den Strahl auf den Eingang eines weiteren Lichtleiters bündelte.

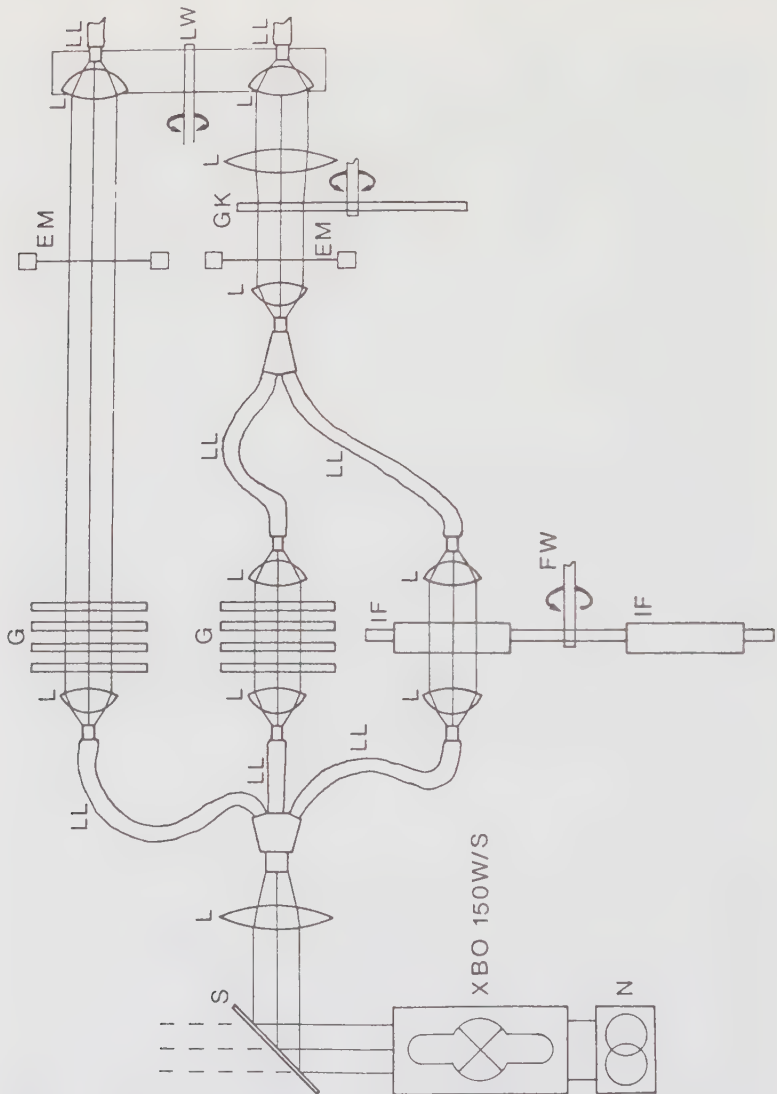


Abbildung 6: Reizapparat. EM - elektromagnetischer Verschuß; FW - Filterwechsler; G - Quarzgraufilter; GK - Quarzgraukeil (auf Schrittmotor); IF - Interferenzfilter (7 Stück); L - Quarzlinsen; LL -Quarzlichtleiter; LW - Lichtleiterwechsler; N - Lampennetzteil; S -infrarotdurchlässiger Spiegel; XBO 150 W/S - Xenon-Kurzbogenlampe (150 Watt) im Lampenhaus.

Hinter dem zweiten Graufiltersatz befand sich ebenfalls eine Sammellinse, die das Licht auf einen Eingang eines zweiarmigen Lichtleiters fokussierte. Der dritte Lichtstrahl des ersten Lichtleiters ging durch eins von insgesamt sieben Interferenzfiltern (IF) und wurde dann von einer Linse auf den zweiten Arm des zweiarmigen Lichtleiters gebündelt. Am Ausgang dieses Lichtleiters hatte man jetzt das farbige Licht sowie ein weißes Licht variabler Intensität zur Verfügung. Dieses Mischlicht durchlief ebenfalls einen elektromagnetischen Verschuß und konnte anschließend von einem Quarzglasgraukeil (GK) in seiner Gesamtintensität um maximal $10^{2.5}$ abgeschwächt werden. Über zwei Sammellinsen wurde das Licht auf den Eingang eines weiteren Lichtleiters fokussiert. Die beiden Lichtleiter am rechten Ende der Skizze führten zur Laufapparatur.

Die Graufilter waren über Hebel mit Elektromagneten verbunden und konnten so vom Steuerrechner in den Lichtstrahl gebracht werden. Die sieben Interferenzfilter saßen auf einer Scheibe, die von einem Gleichstrommotor gedreht wurde. Der Motorstrom wurde ebenfalls über den Rechner gesteuert. Über eine mitdrehende Kodierscheibe und vier Lichtschranken konnte der Rechner erkennen, welches Filter sich im Strahlengang befand.

Der Grauкеil wurde von einem Schrittmotor angetrieben, dessen Schrittmuster der Rechner erzeugte. Eine Lichtschranke und ein Fähnchen am Grauкеil erlaubten die Erkennung der Nullstellung des Grauкеils. Er konnte so leicht durch Rechts- oder Linkslauf auf dem kürzesten Weg in seine neue Position gefahren werden.

Die Eingänge der Lichtleiter, die zu den Laufgängen führten, saßen ebenfalls auf einer Scheibe, die von einem Elektromotor angetrieben wurde. So konnte die Position der beiden Lichtreize (weißes Licht und Mischlicht) verändert werden. Eine Lichtschranke erkannte am Vorhandensein eines Kodierloches, in welcher Position sich die Scheibe befand. Kam nun vom Rechner ein Steuersignal für die Position der Scheibe so wurde das Rechner-signal mit dem Signal der Lichtschranke verglichen. Waren die Signale verschieden, so wurde der Motorstrom eingeschaltet, wobei die Stromrichtung durch die alte Position kodiert war. Beim Erreichen der neuen Position wurde über eine zweite Lichtschranke der Motorstrom wieder abgeschaltet.

Somit war es möglich, alle Reizparameter über den Rechner zu steuern, sowie die gerade eingestellten Parameter auf dem Bildschirm anzuzeigen. Die Reizparameter und die Entscheidungen der Biene, die durch die Lichtschranken L2 und L3 am Y-Rohr registriert wurden, sowie Datum

und Uhrzeit (von einer im Rechner eingebauten Hardware-Clock) wurden vom Rechner auf Band gespeichert. Mit Hilfe der Sekunden-Einer wurde eine Zufallszahl erzeugt, die die Position der Lichtreize bestimmte.

3.2.3 Auswahl der Spektralfarben

Seit Autrum und v. Zwehl (1964) sind die spektralen Empfindlichkeiten der Bienenfotorezeptoren bekannt. Die Maxima liegen bei etwa 350 nm für den UV-Rezeptor, 440 nm für den Blau-Rezeptor und 540 nm für den Grün-Rezeptor. Die Interferenzfilter wurden nun so ausgewählt, daß die Reize möglichst gut in den spektralen Maxima der Rezeptoren, in den Überschneidungspunkten zweier benachbarter Rezeptoren sowie auf den äußeren Flanken des UV- und Grünrezeptors liegen.

Die spektralen Empfindlichkeiten sind nochmals in Abbildung 11 gezeigt, wo auch die Lage der Reize relativ dazu zu erkennen ist.

Die monochromatischen Lichtreize waren hinreichend schmal: die maximale Halbwertsbreite der Interferenzfilter betrug 8 nm.

Als Weißlicht wäre eine Lichtquelle mit im Bereich von 300 nm bis 650 nm konstanter Intensität (in Quanten*cm⁻²*sec⁻¹) ideal. Eine solche Lichtquelle existiert jedoch nicht und läßt sich auch durch Vorschalten geeigneter Filter vor eine reale Lichtquelle nur sehr schwer realisieren.

Da aber die spektrale Emission einer Xenonlampe in etwa der des Himmelslichts entspricht (siehe Abbildung 3), wurde sie als Quelle des weißen Lichtes gewählt.

Wenn man annimmt, daß die Bienen auf ihrem Flug vom Stock zur Apparatur ihr Sehsystem auf das Himmelslicht adaptieren, so sollte ihnen eine aselectiv reflektierende Fläche unter diesem Licht als unbunt erscheinen. Da das Xenonlicht dem Himmelslicht sehr ähnlich ist, sollte es somit ebenfalls als unbunt erscheinen.

3.2.4 Messung der Lichtintensität

Die Intensität der Lichter am Entscheidungsort der Biene wurde mit Hilfe eines Fotomultipliers bestimmt. Für die monochromatischen Lichter ergab sich die Intensität aus dem angezeigten Meßwert und einem Empfindlichkeitsfaktor des Multipliers für die betreffende Wellenlänge. Aus der so ermittelten Intensität in Watt/cm² ließ sich die Intensität in Quanten*cm⁻²*sec⁻¹ nach der Gleichung

$$Q = (W * \lambda) / (h * c)$$

errechnen, wobei Q die Anzahl der Quanten pro cm^2 und sec ist, W die gemessene Lichtenergie, λ die Wellenlänge, h das Planck'sche Wirkungsquantum und c die Lichtgeschwindigkeit.

Die Intensität des Weißlichts ließ sich jedoch nicht auf diesem direkten Weg bestimmen. Deshalb wurden zur Messung Interferenzfilter in den Lichtstrahl gebracht, und die Intensität für diese Wellenlängen gemessen. Wie oben wurde dann die Intensität in $\text{Quanten} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ umgerechnet. Da die Transmission der Filter bekannt war, ließ sich jetzt die Intensität des Weißlichts an diesen Meßpunkten ermitteln. Weiterhin war die Emmissionskurve der Xenonlampe bekannt. Aus den drei Meßwerten und dieser Kurve konnte so die aktuelle Weißintensität bestimmt werden. Diese wurde dann über den Bereich von 300 bis 620 nm integriert und dieses Integral gibt die Intensität des Weißlichts wieder. Die maximale Intensität betrug dabei $1.9 \cdot 10^{13} \text{ Quanten} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$. Alle anderen Intensitäten (auch die der monochromatischen Lichter) wurden relativ zu dieser Intensität bestimmt und sodann der dekadische Logarithmus der relativen Intensitäten errechnet.

3.3 Andressur einer Biene und Test

Zur Andressur einer (neuen) Biene wurde die Klappe (K in Abbildung 5a) umgeschaltet, so daß alle ankommenden Bienen in das Y-Rohr laufen mussten. Die Ösen der beiden Futterquellen waren oben, so daß die Bienen auf beiden Seiten an Zuckerwasser herankommen konnten. Der größte Teil der Bienen lief nur bis zur Gabelung des Y-Rohres und versuchte dann, diesen Teil des Systems wieder zu verlassen. Es war jedoch immer mindestens eine Biene dabei, die spontan am Ende des Y-Rohres nach Futter suchte. Dieser Biene wurde gestattet, solange zu trinken, wie sie wollte. Alle anderen Bienen konnten jetzt das Y-Rohr wieder verlassen.

Die Biene, die als erste nach Zuckerwasser suchte wurde anschließend markiert und erst einmal ins Freie entlassen. Nach ca. fünf Minuten kehrte sie vom Stock zurück und die Dressur dieser Biene begann. Die Lichtreize wurden beim Durchgang durch die Lichtschranke L1 über die elektromagnetischen Verschlüsse eingeschaltet und der Zuckerwasserheber auf der Seite, auf der sich der zu dressierende Reiz befand angesteuert. Durch einen UV-durchlässigen Plastikschieber wurde der zweite Schenkel des Y-Rohres an der Gabelung abgesperrt. Lief die Biene durch die Lichtschranke L2 oder L3, so startete eine Zeitverzögerung von 10 Sekunden. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Lichter abgeschaltet und der Zuckerwasserheber wieder abge-

senkt. Durch Einstecken von Absperrschiebern wurde die Biene danach gezwungen, zum Ausgangspunkt (vor L1) zurückzukehren. Erst beim erneuten Durchgang durch die Lichtschranke L1 startete der zweite Dressurakt. Auf diese Weise wurde die Biene insgesamt zehnmal konditioniert. Danach durfte sie erst einmal zum Stock zurückfliegen.

Nach dem zweiten Anflug begann die nächste Dressurphase. Jetzt wurde das Y-Rohr nicht wie zuvor an der Gabelung abgesperrt, sondern die Absperrung befand sich direkt vor dem Loch am Ende des Ganges. Die Biene konnte jetzt also auf beiden Seiten mindestens bis zu den Lichtleiterenden laufen, jedoch nur auf der Seite, auf der sich der zu dressierende Reiz befand, kam sie bis zur Futterquelle vor. Nach dieser Methode wurde die Biene ebenfalls zehnmal konditioniert und durfte dann zurück zum Stock.

Beim dritten Anflug begann die letzte Dressurphase, die ebenfalls aus zehn Konditionierungen bestand. Jetzt waren alle Absperrungen entfernt; die Biene konnte somit auch auf der "falschen" Seite ihren Rüssel durch das Loch stecken, kam jedoch nur auf der "richtigen" Seite an Zuckerwasser heran. Lief die Biene zum dressierten Reiz, so wurde diese Entscheidung mit Θ markiert, lief sie zur alternativen Seite, so war die Markierung der Entscheidung $\ominus$.

Ab dem dritten Anflug begannen die Tests. Im ersten Teil der Experimente wurden weitere Konditionierungen und Tests vermischt geboten. Der Ablauf eines Tests war prinzipiell dergleiche wie der einer Dressur, jedoch wurde hierbei auf keiner Seite Zuckerwasser angeboten. Auch nach einer Testentscheidung mußte die Biene erst zurück zur Lichtschranke L1, bevor ein erneuter Test oder eine Dressur begann. Im zweiten Teil der Experimente war jeder Test gleichzeitig auch eine Dressur, da hier der konditionierte Reiz stets unverändert blieb (siehe hierzu die Beschreibung der Experimente im Kapitel Ergebnisse).

Solange, wie die Bienen noch genügend motiviert waren (ihr Magen noch nicht vollständig gefüllt war), steckten sie auch ihren Rüssel durch die Öffnung am Ende des Y-Rohres. Versuchte die Biene dreimal hintereinander nicht, an Zuckerwasser heranzukommen, so wurden diese letzten Entscheidungen nicht gezählt und die Versuchsserie abgebrochen. Die Biene wurde ins Freie entlassen und das Y-Rohr gegen ein unbeduftetes ausgetauscht. Nach maximal fünf Minuten war die Biene wieder vom Stock zurück und eine neue Versuchsserie konnte beginnen.

Häufig konnte mit einer einzigen Biene bis zu 14 Tagen experimentiert

werden. Je länger eine Biene im Experiment war, desto mehr Entscheidungen traf sie pro Testserie. So konnten maximal 30 Entscheidungen innerhalb einer Serie getroffen werden. Die Biene benötigte dafür etwa 45 Minuten. Da nach spätestens fünf Minuten eine neue Testserie beginnen konnte, wäre es unsinnig gewesen, gleichzeitig mehr als eine Testbiene zu konditionieren.

3.4 Mischung von Reizen gleicher Helligkeit

Will man die Wahrnehmung der Farbsättigung untersuchen, so ist es notwendig, Reize anzubieten, die sich nur in ihrer chromatischen Reinheit unterscheiden. Mischt man zu einer reinen (monochromatischen) Farbe Weiß dazu, so ändert sich zwangsweise auch die Gesamtintensität des Mischlichts. Dieses muß nun abgeschwächt werden, damit sich zwei Reize nicht in ihrer Helligkeit unterscheiden. Je geringer also die Abschwächung durch die Graufilter im Weißkanal des Mischlichts ist, desto stärker muß die Abschwächung durch den Graukeil sein.

Um die richtigen Intensitäten zur Mischung bestimmen zu können, ist es notwendig, die Helligkeitskennlinien für die einzelnen Farben sowie für das Weißlicht zu ermitteln. Sind diese bekannt, so lassen sich aus ihnen Mischfarben gleicher subjektiver Helligkeiten ermitteln. In Abbildung 7 wird die Methode grafisch dargestellt.

Wählt man für die monochromatische Farbe die Intensität I_λ , so ergibt sich aus der Kennlinie die subjektive Helligkeit in Wahlprozent. Für die Weißkennlinie läßt sich jetzt eine Intensität I_{w1} ermitteln, die zu der Intensität I_λ subjektiv gleich hell ist. Stellt man sich nun den Mischreiz aus dieser äquivalenten Weißintensität I_{w1} und einer dazugemischten Weißintensität I_{w2} zusammengesetzt vor, so ergibt sich die Gesamtintensität I_w als Summe der Intensitäten I_{w1} und I_{w2} . Der Reiz I_w und der Mischreiz aus I_{w2} und I_λ sind also subjektiv gleich hell. Kombiniert man nun die Intensitäten I_λ und I_{w2} so, daß I_w konstant bleibt, so erhält man einen Satz von Lichtreizen, die sich nur in ihrer chromatischen Reinheit unterscheiden. Für andere Wellenlängen werden die Intensitäten I_λ und I_{w2} nach derselben Methode bestimmt, wobei die gleiche Weißintensität I_w gewählt wird.

Als chromatische Reinheit der Farbe wird nun das Verhältnis aus der Intensität I_λ und der Gesamtintensität der Mischung bestimmt. Somit gilt:

$$CR = I_\lambda / (I_\lambda + I_{w2}) * 100.$$

3.5 Berechnung der Farborte im Farbraum und in der Farbtafel

Da bei Bienen bisher nur sehr wenige Farbmischexperimente gemacht wurden, lassen sich keine Wahrnehmungs-Farbtafeln wie für den Menschen (CIE-Farbtafeln, Farbtafeln nach DIN 5033) aufstellen. Jedoch hat Rushton (1972) ein System vorgeschlagen, das mit den Rezeptorempfindlichkeiten arbeitet. Die spektralen Empfindlichkeitskurven des UV-, des Blau- und des Grünrezeptors der Biene wurden aus Menzel (1977) entnommen und so umgerechnet, daß das Integral unter allen drei Kurven für den Bereich 300 bis 620 nm gleich ist (Abbildung 8). Damit liegt ein spektral konstantes (quantengleiches) Licht im Mittelpunkt des Systems (sog. Mittelpunktvalenz).

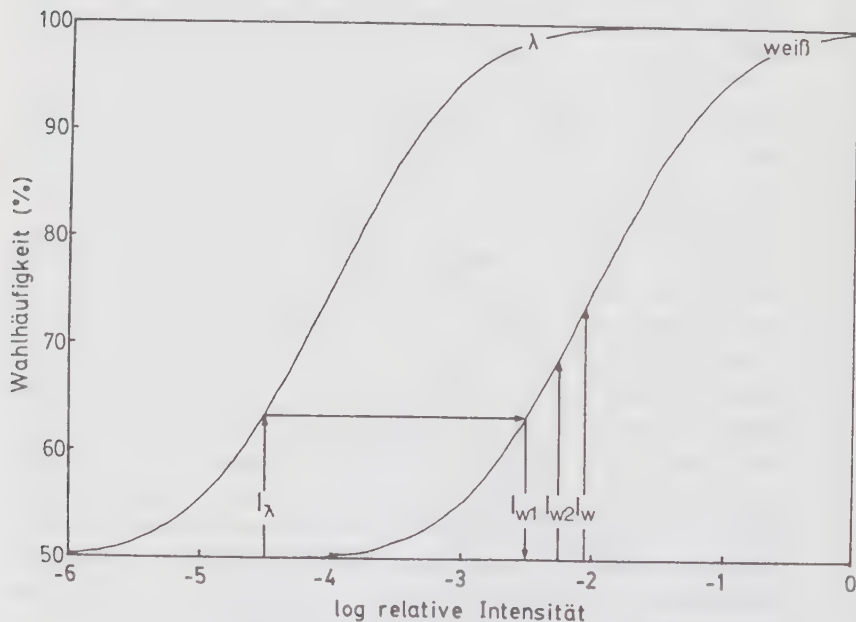


Abbildung 7: Prinzip der Auswahl subjektiv gleich heller Farben. I_{λ} - Intensität der Farbe; I_{w1} - äquivalente Weißintensität; I_{w2} - Intensität des Weißmischlichts; I_w - Intensität des reinen Weißlichts. Nähere Beschreibung siehe Text.

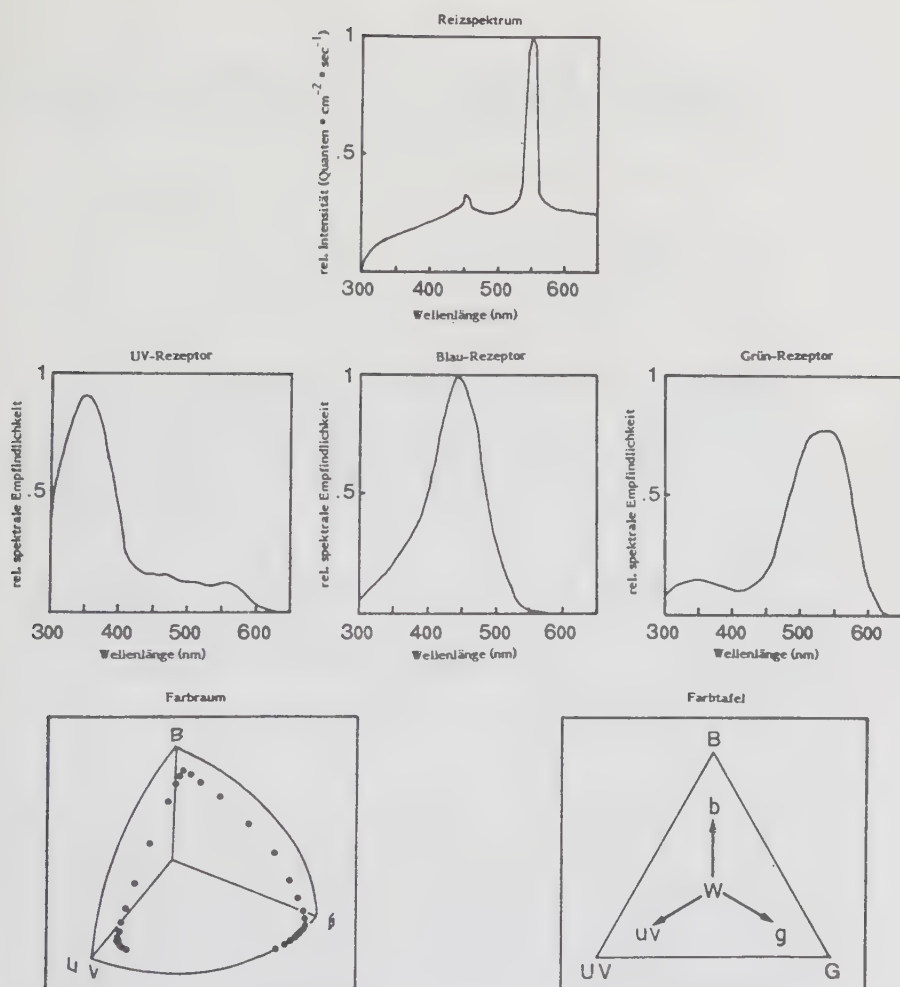


Abbildung 8: Modellrechnung für den Rezeptorfarbraum und die -farbtafel. Oben - willkürlich angenommenes Reizspektrum (für Selbstleuchter $\hat{=}$ Emissionsspektrum der Lichtquelle, für Pigmentfarben $\hat{=}$ Produkt aus der Reflektion der Farbe und dem Spektrum des beleuchtenden Lichts). Mittlere Reihe - spektrale Empfindlichkeitskurven der 3 Rezeptoren; die Empfindlichkeit ist so normiert, daß das Integral unter den Kurven für alle 3 Rezeptoren konstant ist. Untere Reihe - Darstellung der Farbvalenzen im Farbraum (links) bzw. der Farbarten in der Farbtafel (rechts). Ablauf der Berechnung siehe Text.

Kennt man nun den spektralen Verlauf des Lichtreizes (oberste Abbildung), so ergeben sich drei Farbwerte zu:

$$UV = 300 \int_{300}^{620} S_{UV}(\lambda) * R(\lambda) * d\lambda,$$

$$B = 300 \int_{300}^{620} S_B(\lambda) * R(\lambda) * d\lambda \text{ und}$$

$$G = 300 \int_{300}^{620} S_G(\lambda) * R(\lambda) * d\lambda,$$

wobei $S_{UV}(\lambda)$, $S_B(\lambda)$ und $S_G(\lambda)$ die spektralen Empfindlichkeiten der Rezeptoren sind und $R(\lambda)$ die spektrale Zusammensetzung des Reizlichtes ist. Ein Farbreiz läßt sich nun als Vektor in einem dreidimensionalen Raum mit den Achsen UV, B und G darstellen. Zweckmäßigerweise trägt man nur den Endpunkt des Vektors ein, da der Anfang stets der Ursprung des Koordinatensystems ist.

Verzichtet man auf die Darstellung der Helligkeit, so gelangt man zu einer Farbtafel. In ihr werden nicht die Farbvalenzen, sondern nur ihre relativen Anteile (Farbwertanteile) dargestellt. Diese bezeichnet man mit uv, b und g und errechnet sie zu:

$$uv = UV / (UV + B + G),$$

$$b = B / (UV + B + G) \text{ und}$$

$$g = G / (UV + B + G).$$

Diese Werte werden in der Farbtafel vom Zentrum (Weißpunkt W) aus zu den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks aufgetragen und nur der Endpunkt der Vektorsumme aus uv, b und g eingezeichnet. Zur leichteren Berechnung des Farbortes lassen sich die Werte uv, b und g in zweidimensionale X/Y-Koordinaten umrechnen, wobei die X-Koordinate die Abszisse und die Y-Koordinate die Ordinate bildet. Diese Transformation dient jedoch nur der Vereinfachung der grafischen Darstellung und hat nichts mit der Informationsverarbeitung im Tier zu tun.

3.6 Auswertung der Ergebnisse

Nach Jander (1968) zeigen telotaktische Wahlen von Tieren ganz typische Abweichungen, die das Ergebnis beeinflussen. Erstens kann der Vergleichsvorgang der beiden Reize vorübergehend unterbrochen sein und das Versuchstier wählt dann rein willkürlich den zuerst fixierten Reiz (reine Zufallswahl). Zweitens kann die Motivation zur Entscheidung unterbrochen sein, so daß nur

durch Zufall und nicht orientiert eine Wahl getroffen wird (reine Zufalls-läufe). Drittens kann bei den Wahlen die Reaktionsnorm abgewandelt werden und das Tier so die sonst nicht übliche Alternative wählen (Wahlwechsel). Und viertens ist immer ein Teil der Tiere beim Wahltest mehr oder weniger seitenstet (reizunabhängige Wahl).

Diese vier Wahlmöglichkeiten bezeichnet Jander als "Neutralwahlen" und gibt als Korrekturmöglichkeit eine Mischwahltransformation an, die eine Elimination der Neutralwahlen erlaubt.

Bezeichnet man den Anteil der Neutralwahlen mit P_n , so ist der Anteil der Vergleichswahlen $1 - P_n$. P sei nun der Anteil der Vergleichswahlen zugunsten einer der beiden Reize. Dieser wird dann in $P(1 - P_n)$ aller Fälle gewählt. Da je die Hälfte aller Neutralwahlen ($0.5 P_n$) auf jede Alternative entfällt, erhält jeder Reiz den experimentell bestimmbaren Gesamtanteil P' sämtlicher Wahlen:

$$P' = 0.5 P_n + P(1 - P_n).$$

Der gesuchte Anteil P der echten Vergleichswahlen zugunsten eines Reizes ergibt sich dann zu:

$$P = (P' - 0.5 P_n) / (1 - P_n).$$

Wie Jander jedoch selbst schreibt, bildet die Bestimmung des Anteils der Neutralwahlen P_n die Hauptschwierigkeit bei der Mischwahltransformation.

Nach Janders Logik läßt sich jedoch eine Korrektur für seitenstete Wahlen bestimmen. Ist der Anteil der seitensteten Wahlen P_s , so ist $1 - P_s$ der Anteil der Vergleichswahlen. P sei wiederum der Anteil der Vergleichswahlen zugunsten einer Alternative, die dann in $P(1 - P_s)$ aller Entscheidungen gewählt wird. Die seitensteten Wahlen dürfen jedoch nur einer Seite zugeschlagen werden, so daß man zwei verschiedene experimentell bestimmbare Gesamtanteile P' erhält. Ist P'_L der Anteil der Wahlen für die linke Seite, P'_R der Anteil der rechten Seite und gehen die seitensteten Wahlen alle nach links, so gilt:

$$P'_L = P_L(1 - P_s) + P_s \text{ und}$$

$$P'_R = P_R(1 - P_s). \text{ Daraus folgt:}$$

$$(1) \quad P_L = (P'_L - P_s) / (1 - P_s) \text{ und}$$

$$(2) \quad P_R = P'_R / (1 - P_s).$$

Da P_L gleich P_R sein muß (P_L und P_R sind ja die korrigierten Werte), beträgt der Anteil der seitensteten Wahlen $P_s = P'_L - P'_R$ (3). Nach (1) oder (2) läßt sich dann P berechnen.

Ein Beispiel soll veranschaulichen, wie P_s und P bestimmt werden

können: von 100 Entscheidungen seien 20% seitenstet zur linken Seite. Von den verbleibenden 80 Vergleichsentscheidungen fallen nun 75% (= 60 Entscheidungen) auf die eine Alternative. Bezeichnet man diese mit dem Symbol (+) und die andere mit dem Symbol (-) und nimmt an, daß der (+)-Reiz gleich häufig links und rechts geboten wird, so ergeben sich folgende Werte:

L(+)	L(-)	R(+)	R(-)	
30	10	30	10	Vergleichswahlen
10		10		<u>Seitenwahl</u>
40	10	30	20	Wahl im Experiment

P'_L ist dann $L(+)/(L(+) + L(-)) = 0,8$ und $P'_R = R(+)/(R(+) + R(-)) = 0,6$. Nach Gleichung (3) ist dann $P_s = 0,2$ wie im Beispiel angenommen. P_L ist nach (1) gleich $0,75$ und P_R nach (2) ebenfalls $0,75$. Mit den Gl.(1) bis (3) lassen sich also sowohl $P = P_L = P_R$ als auch P_s leicht bestimmen.

Eine Methode der Unterteilung in Wahlen gemäß der Dressur und gemäß einem Wahlwechsel wird weiter unten gegeben.

4 Ergebnisse

4.1 Dressierbarkeit der Bienen in der Apparatur

4.1.1 Symmetrie der Apparatur

Dressiert man Bienen auf visuelle Parameter, bei denen sie dann im Test ein telotaktisches Wahlverhalten zeigen sollen, so muß man zuerst möglichst alle nicht mit den zu untersuchenden Parametern zusammenhängenden Asymmetrien der Versuchsapparatur entfernen. Dazu ist es erst einmal notwendig, eine Seitendressur zu unterbinden. Dies ist möglich, indem man den zu dressierenden Reiz abwechselnd auf der rechten und linken Seite bietet. Wechselt man jedoch den Reiz regelmäßig, so ist es möglich, daß die Bienen auch das zeitliche Muster des Reizwechsels erlernen und im Test dann ein Verhalten zeigen, das nichts mit dem zu untersuchenden Parameter zu tun hat. Zur Vermeidung einer solchen Zeitdressur sollte also der Rechts-Links-Wechsel möglichst statistisch erfolgen. Beide Anforderungen wurden bereits bei dem Aufbau der Versuchsapparatur berücksichtigt.

Es ist trotzdem noch möglich, daß eventuell weitere Asymmetrien vorhanden sind. Solche könnten ein Streulicht von einer Seite sein, auf das die Bienen dann positiv fototaktisch reagieren würden oder eine etwas schief aufgestellte Apparatur, in der sich die Bienen dann nach geotaktischen

Parametern orientieren würden. Auch sind weitere Möglichkeiten denkbar, die irgendeine Seite der Apparatur begünstigen könnten.

Da diese Parameter nicht alle überprüfbar und z.T. sogar unbekannt sind, ist es zuerst nötig, die Symmetrie der Versuchsanordnung durch die Bienen selbst testen zu lassen.

Um die Versuchsanordnung nun auf ihre Symmetrie zu untersuchen, wurden Bienen, die zuvor nur die beiden Futterquellen F1 und F2 besuchten, einzeln in das Y-Rohr gelassen. Die beiden Futterquellen F3 und F4 waren nicht aktiviert und beide Seiten blieben dunkel. Es wurde so die spontane Bevorzugung einer bestimmten Seite des Y-Rohres getestet. Insgesamt wurden 100 Tests durchgeführt: 49% der Läufe gingen nach rechts und 51% nach links. Somit läßt sich eine Asymmetrie im Aufbau der Apparatur ausschließen.

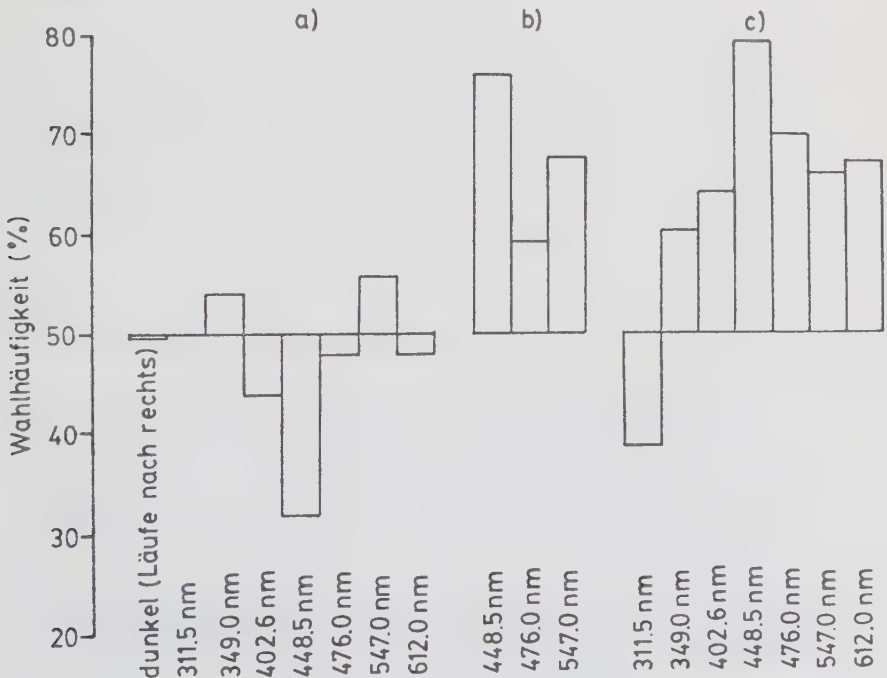


Abbildung 9: Dressierbarkeit der Bienen in der Apparatur. a) Spontanläufe - Licht gegen dunkel; b) Dressur auf Farbe gegen dunkel; c) Dressur auf Weiß gegen gleich helle (siehe Abbildung 7 und Kapitel 3.4) Farbe.

4.1.2 Spontanläufe

Will man nun die Tiere auf irgendeinen Parameter dressieren, so ist es notwendig, zu untersuchen, ob es eine spontane Bevorzugung irgendeines Reizes gibt.

Ebenso wie im vorigen Versuch wurden Bienen, die zuvor nur die Futterquellen F1 und F2 kannten, einzeln in das Y-Rohr gelassen. Jedoch war jetzt der eine Schenkel des Rohres beleuchtet, der andere blieb dunkel. Als Lichtreize wurden die monochromatischen Farben höchster möglicher Intensität gewählt.

Für jede Wellenlänge wurden je 50 Tests durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Tests sind in der Abbildung 9a zusammengestellt, wobei im ersten Balken nochmals der Test auf Symmetrie im Dunkeln gezeigt ist. Die einzelnen Balken zeigen die Wahlhäufigkeit der jeweils beleuchteten Alternative.

Da die Intensität der Lichtreize nicht aufeinander abgestimmt war, sondern bei der jeweils höchst möglichen Intensität getestet wurde, dürfen die Höhen der Antworten nicht miteinander verglichen werden. Auffällig ist nur, daß die verschiedenen Wahlen nicht alle das gleiche Vorzeichen haben. Bei 402.6 nm, 448.5 nm, 476.0 nm und 612.0 nm sind die Tiere überwiegend zum Dunkeln gelaufen, bei 349.0 nm und 547.0 nm überwiegend zum Hellen. Bei 311.5 nm erfolgten gleich viel Läufe nach Dunkel und Hell.

4.1.3 Dressur der Bienen

Nach diesen ersten Vorexperimenten muß als nächstes gezeigt werden, daß sich laufende Bienen in der Apparatur überhaupt konditionieren lassen.

Aus der Sammelschar am Futterplatz F2 wurden dazu einzelne Bienen ausgewählt und durch einen Farbpunkt auf dem Thorax markiert. Diese Bienen wurden anschließend im Y-Rohr auf verschiedene Lichter dressiert, indem sie nach dem Lauf zur beleuchteten Seite mit Zuckerwasser belohnt wurden.

Nach ca. 10 bis 20 erfolgten Dressurakten wurden die Bienen dann auf ihren Lernerfolg getestet, indem jetzt nur Licht ohne Zuckerwasser geboten wurde (wobei der zweite Schenkel des Y-Rohres weiterhin dunkel blieb).

An dieser Stelle zeigte sich, daß eine Veränderung des Versuchsaufbaus vorgenommen werden mußte. Die beiden Lichtschranken L2 und L3 (siehe Abbildung 5) befanden sich zuerst dichter an der Gabelung des Y-Rohres. Es konnte beobachtet werden, daß die Bienen häufig zuerst in den falschen

Schenkel liefen, jedoch nach wenigen Zentimetern umkehrten und dann in den richtigen Schenkel liefen. Da aber als Entscheidungskriterium das erste Durchschreiten einer der beiden Lichtschranken gezählt wurde, mußte die Entscheidung der Biene als falsch gewertet werden. Damit nun nicht ständig falsche Entscheidungen gezählt werden, obwohl die Bienen doch zur richtigen Seite gelaufen war und dort dann auch nach Zuckerwasser suchte, wurden die Zählpunkte nach hinten verlegt (siehe eingezeichnete Position der Lichtschranken in Abbildung 5).

Es wurde jetzt nur auf die Wellenlängen 448.5 nm, 476.0 nm und 547.0 nm dressiert, da es ja nur notwendig war, nachzuweisen, daß Bienen unter den gestellten Anforderungen überhaupt etwas lernen. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind in der Abbildung 9b zu sehen. Besonders für die Läufe bei 448.5 nm sind die Ergebnisse hochgradig signifikant von den Resultaten des Spontantests verschieden; für die beiden anderen Wellenlängen ergibt sich immerhin noch ein signifikanter Unterschied auf dem 5%-Niveau.

Der Vollständigkeit halber sind in der Abbildung 9 auch noch die Ergebnisse der Dressuren auf weißes Licht gegen gleich helles farbiges Licht aufgenommen (Abbildung c). Auch hier erkennt man, daß das weiße Licht gelernt wurde. Eine nähere Beschreibung dieser Versuche erfolgt weiter unten.

Während dieser Experimente wurde außerdem eine Beobachtung gemacht, die zeigt, daß die Motivation der Bienen, Zuckerwasser in der Apparatur zu suchen, sehr hoch war. Eine Biene blieb während der Tests über 15 Minuten von der Apparatur fern, während sie sonst spätestens fünf Minuten nach Verlassen der Apparatur wieder vom Stock zurück kam. Bei der Kontrolle des Stockes wurde festgestellt, daß ein Teil der Bienen zusammen mit der Königin geschwärmt war. Im Schwarm, der an einem niedrigen Baum hing, konnte die markierte "Test"-Biene entdeckt werden. Der Schwarm wurde eingefangen und in eine neue Bienenbeute gesetzt. Schon 15 Minuten nach Öffnen dieser Beute war die Biene, die jetzt zu einem neuen Stock gehörte, wieder in der Versuchsanlage. Normalerweise sammeln Bienen nach dem Schwärmen frühestens erst am nächsten Tag wieder.

4.2 Subjektive Helligkeit der Farben und des Weißlichts

Da das Ziel der Arbeit die Untersuchung der Wahrnehmung von chromatischen Reinheiten der Farben ist, müssen diese zuerst auf ihre subjektive Helligkeit getestet werden, um dann Reize bieten zu können, die alle gleich hell sind.

Wie in den vorangegangenen Versuchen wurden die Bienen markiert und im Y-Rohr einzeln dressiert. Als Dressurreize wurden die höchstmöglichen Intensitäten der Farbreize und ein weißes Licht der relativen Intensität $\log I = -1$ gewählt, wobei alle untersuchten Bienen stets auf alle "positiven" Reize konditioniert wurden. Der zweite Schenkel des Y-Rohres blieb jeweils dunkel. Zum Test wurden dann die Lichtreize durch die Graufilter und den Graukeil (siehe Abbildung 6) abgeschwächt und die Futterquellen inaktiviert. Da für das weiße Licht die Abschwächung durch zwei Graufiltersätze sowie durch den Graukeil untersucht werden mußte, für die monochromatischen Reize jedoch nur die Abschwächung durch den Graukeil, mussten für das weiße Licht sehr viel mehr Messungen gemacht werden, als für jedes der monochromatischen Lichter. Da die Bienen auch bei den Dressurläufen eine Entscheidung zu einer Seite machen mussten, wurden diese Läufe ebenso wie die reinen Tests gewertet.

Anschließend wurde der Anteil der Läufe zum Licht durch die Anzahl aller Läufe bei der jeweiligen Farbe und Abschwächung berechnet und mit 100 multipliziert. Als Ergebnis erhält man die relative Wahlhäufigkeit für den betreffenden Reiz in Prozent. Die Lichtintensität wurde nach der in Kapitel 3.2.3 dargestellten Methode berechnet. Für jeden Reiz kann man jetzt die Wahl dieses Reizes in Abhängigkeit von der Reizintensität darstellen (siehe Meßpunkte in Abbildung 10).

Aus der Verteilung der Meßpunkte ist leicht zu erkennen, daß sich die Wahrnehmung der Lichtintensität (Helligkeit) am besten durch eine sigmoide Kurve beschreiben läßt. Solche Funktionen lassen sich durch eine Verteilungsfunktion der Normalverteilung beschreiben. Lieke (1981, Gleichung 3) hat eine solche Anpassung für Rezeptorkennlinien gegeben. Die relative Antwort der Rezeptoren läßt sich nun durch die relative Wahl der Bienen ersetzen. Die Funktionswerte $\bar{x}$ und s erhält man leicht, indem man die Meßpunkte in ein Wahrscheinlichkeitsnetz einträgt.

Nach Sachs (1984, Seite 67f.) ist das Wahrscheinlichkeitsnetz eine besondere Art von Zeichenpapier, das so eingerichtet ist, daß sich beim Einzeichnen der in Prozent ausgedrückten Häufigkeiten einer Normalverteilung eine Gerade ergibt. Die Ordinate des Netzes ist nach der Verteilungsfunktion der Normalverteilung geteilt, sie enthält die Summenhäufigkeitsprozente. Zur Gewinnung der Maßzahlen der Stichprobe bringt man die gezeichnete Gerade zum Schnitt mit der Waagerechten durch den 50%-Punkt der Ordinate und lotet den Schnittpunkt auf die Abszissenachse. Die Abszisse



Abbildung 10: Kennlinien der Dressur auf Licht gegen dunkel für die verschiedenen Wellenlängen und weißes Licht. Zur Berechnung der Kurven siehe Text. Die Horizontale bei 75% gibt die Reizintensität $\bar{x}$; die gestrichelten Waagerechten bei 58% und 92% geben die Reizintensitäten $\bar{x} \pm s$.

des Schnittpunktes ist der grafisch geschätzte Mittelwert ($\bar{x}_g$). Ferner bringt man die 16% und 84%-Waagerechten zum Schnitt mit der gezeichneten Geraden. Man lotet auf die x-Achse herunter und liest $\bar{x}_g + s_g$ und $\bar{x}_g - s_g$ ab. Durch Subtraktion beider Werte findet man $2s_g$ und daraus die grafisch geschätzte Standardabweichung s_g .

Da sich jedoch die Meßwerte nicht zwischen 0% und 100% bewegen, sondern zwischen 50% (Verwechslung beider Alternativen) und 100% (beste mögliche Unterscheidbarkeit der Alternativen), kann das normale Wahrscheinlichkeitsnetz nicht benutzt werden. Es ist jedoch relativ einfach, sich ein solches selbst zu konstruieren.

Man berechnet die Verteilungsfunktion der Normalverteilung für den Bereich $\bar{x} \pm 3s$ und multipliziert die gefundenen Funktionswerte mit 50. Addiert man jetzt 50 und trägt die Werte in eine Grafik ein, so erhält man eine Sigmoid, die die Werte 50% bis 100% annimmt. Durch die Punkte $(\bar{x}-3s/50)$, $(\bar{x}/75)$ und $(\bar{x}+3s/100)$ legt man dann eine Gerade.

Auf der rechten Seite der Grafik legt man nun eine zweite Ordinate an, die zusammen mit der Abszisse das Wahrscheinlichkeitsnetz ergibt. Zur Einteilung der rechten Ordinate sucht man zuerst einen Wert auf der linken Ordinate auf. Sodann sucht man den Schnittpunkt der Waagerechten durch diesen Wert mit der sigmoiden Kurve. Den Abszissen-Wert des Schnittpunktes überträgt man auf die eingezeichnete Gerade und geht jetzt von diesem zweiten Schnittpunkt waagerecht weiter zur rechten Ordinate, wo man denselben Wert wie links einträgt. Auf diese Weise läßt sich Schritt für Schritt das benötigte Wahrscheinlichkeitsnetz konstruieren.

Berechnet man die Verteilungsfunktion für die Parameter $\bar{x} = 3$ und $s = 1$, so kann man mit Hilfe der Grafik eine Probittransformation vornehmen. Man überträgt den Wahlhäufigkeitsabstand zweier Punkte in Prozent auf die Abszisse und bezeichnet den so gefundenen Abszissenabstand in der Verhaltensphysiologie als Wahrnehmungsabstand in der Einheit Probit.

Die Meßwerte werden nun in ein solches Wahrscheinlichkeitsnetz eingetragen. Alle Punkte für eine Farbe liegen nun auf einer Geraden, deren Lage sich durch die Methode der linearen Regression bestimmen läßt. Da die Messungen nur eine statistische Stichprobe darstellen, streuen die Steigungen der einzelnen Geraden etwas. Es wurde deshalb ein gewichteter Mittelwert aller Steigungen berechnet und auf alle Geraden angepasst. Da die Funktion von 50% bis 100% geht, findet man die Werte $\bar{x}$ und $\bar{x} \pm s$ nicht bei 50% sowie 16% und 84%, sondern bei den Werten 75%, 58% und 92%. Die gefundenen

Werte für $\bar{x}$ und s für jede Farbe wurden nun in die Gleichung

$$R = (1/s * \sqrt{2\pi} * \int_{-\infty}^x \exp(-(x-\bar{x})^2/2s^2) dx) * 50 + 50$$

eingesetzt und die Kurven für die Wahlhäufigkeiten (R) als Funktion der Reizintensität (wobei x , $\bar{x}$ und s die Logarithmen der Intensität sind) ebenfalls in die Abbildung 10 eingetragen. Zusätzlich sind noch die Waagerechten bei 75%, 58% und 92% eingezeichnet, die zur Auffindung der Parameter $\bar{x}$ und s dienen.

Auffallend ist bei diesen Kennlinien, daß sie sehr flach verlaufen. Den Bereich von $\bar{x} - s$ bis $\bar{x} + s$ kann man als den linearen Kennlinienbereich bezeichnen – er erstreckt sich über knapp acht Dekaden. Dies ist jedoch nicht besonders verwunderlich, da bereits Labhardt und Wehner (1972) zeigten, daß die Unterschiedsschwelle für Kontraste mit Abnahme der Helligkeit der Alternative exponentiell zunimmt. Ist die Alternative dunkel, so wird die Unterschiedsschwelle sehr groß und die Steigung der Kennlinie damit flach.

4.3 Spektrale Empfindlichkeit

Als Empfindlichkeit eines Rezeptors ist der Kehrwert derjenigen Reizintensität definiert, der zu einem vorher festgelegten, konstanten Antwortkriterium führt. Die spektrale Empfindlichkeit ist dann die Abhängigkeit dieser Empfindlichkeit von der Wellenlänge.

Wählt man nun als konstantes Antwortkriterium eine Wahlreaktion von 75%, so ergibt sich die Empfindlichkeit bei jeder Wellenlänge aus den Kehrwerten der Kennlinienparameter $\bar{x}$. Normiert man jetzt alle so gefundenen Empfindlichkeiten auf die Höchste, so erhält man die relative spektrale Empfindlichkeit.

Da für Weißlicht die Intensität in der selben Einheit wie für die farbigen Lichter angegeben wurde und zugleich weder Weiß- noch Farbreize bisher irgendwie physiologisch bewertet wurden, läßt sich auch für das benutzte Xenon-Weiß eine "spektrale" Empfindlichkeit angeben, die direkt mit den Empfindlichkeiten für die monochromatischen Reize vergleichbar ist.

Die spektralen Empfindlichkeiten für die getesteten Wellenlängen sowie für Weiß sind in der Abbildung 11 als Balken dargestellt. Erkennbar ist ein Empfindlichkeitsmaximum im Bereich 350 bis 400 nm und eine langwellige Empfindlichkeit, die etwa 50% des Maximums beträgt. Diese Ergebnisse stimmen sehr gut mit den Empfindlichkeiten aus Fototaxisexperimenten von

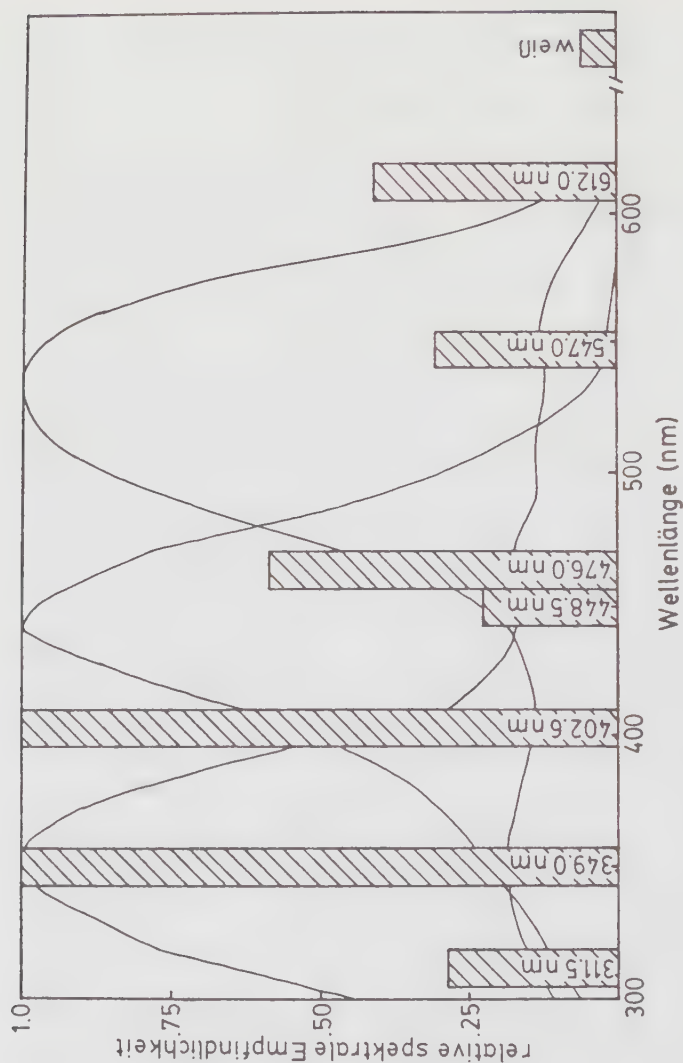


Abbildung 11: Lage der ausgewählten Wellenlängen im Vergleich zu den spektralen Empfindlichkeiten der Rezeptoren (durchgezogene Linien) und spektrale Empfindlichkeit der Läufe in der Apparatur (schraffierte Balken). Die Empfindlichkeit im violetten Bereich ist etwa doppelt so hoch wie die im langwelligen Bereich.

Hertel (1982) überein.

Sehr verwunderlich ist die geringe Empfindlichkeit auf weißes Licht. Sie beträgt nur etwa 15% der maximalen Empfindlichkeit.

4.4 Wahrnehmung der chromatischen Reinheit von Farben

Aus den Intensitätskennlinien wurden nun nach der in Kapitel 3.4 beschriebenen Methode Reize gleicher subjektiver Helligkeit berechnet. Als Intensität des Weißlichts wurde $\log I = -1$ gewählt, ein Wert, der ziemlich gut im Wendepunkt und damit an der steilsten Stelle der Weißkennlinie liegt. Für jede Farbe wurden sieben (bei 311.5 nm aus technischen Gründen nur fünf) Testpunkte mit ihren chromatischen Reinheiten berechnet.

Aus den berechneten Intensitäten für das Weißmischlicht und das monochromatische Licht wurden dann die Einstellungen des Graufiltersatzes im Weißmischkanal und des Graukeils berechnet. Die Abstufungen für die chromatische Reinheit der Farben war durch die mögliche Abschwächung des Weißmischlichts vorgegeben. Die Gesamtintensität konnte durch den Graukeil sehr genau eingestellt werden: der maximale Fehler betrug weniger als 2%.

Bei den geringsten chromatischen Reinheiten betrug die Intensität des Weißmischlichts mindestens $\log I = -1.15$; dies führt auf der Wahlreaktionskala zu einem maximalen Unterschied von 1.2% gegen das reine Weißlicht. Bei den höchsten chromatischen Reinheiten war der Helligkeitsunterschied auf der Wahlreaktionskala kleiner 0.1%.

Nach der in Kapitel 3.5 beschriebenen Methode wurden die Farborte der Mischlichter und des weißen Lichtes berechnet: die Punkte sind in der Abbildung 12 wiedergegeben. Für alle Farben liegen die Testpunkte einigermaßen auf einer Geraden zwischen dem Farbort der Xenonlampe (der dem des Sonnenlichts so eng benachbart ist, daß der Maßstab der Abbildung nicht ausreicht, um beide getrennt darzustellen) und den monochromatischen Farben. Kleine Abweichungen entstehen durch die nicht ideal "neutralen" Graufilter und die nicht ganz wellenlängenunabhängige Abschwächung durch den Graukeil.

4.4.1 Versuchsablauf

Die jetzt beschriebenen Experimente wurden in der folgenden Saison und im neuen Gebäude gemacht. Die Versuchsanordnung entsprach jetzt vollkommen der Abbildung 5, d.h. Ein- und Ausflug der Laufgänge lagen nebeneinander. Die Andressur der Bienen erfolgte genau so, wie in den Kapiteln 3.1 und 3.3

beschrieben.

Menzel (1967) hat zwar bereits nachgewiesen, daß Temperatur und Nektarangebot sowie andere saisonale Faktoren keinen Einfluß auf das Erlernen einer Farbe haben. Trotzdem wurden die verschiedenen Farben stets reihum getestet, so daß in allen Testreihen Daten aus verschiedenen Jahreszeiten eingehen.

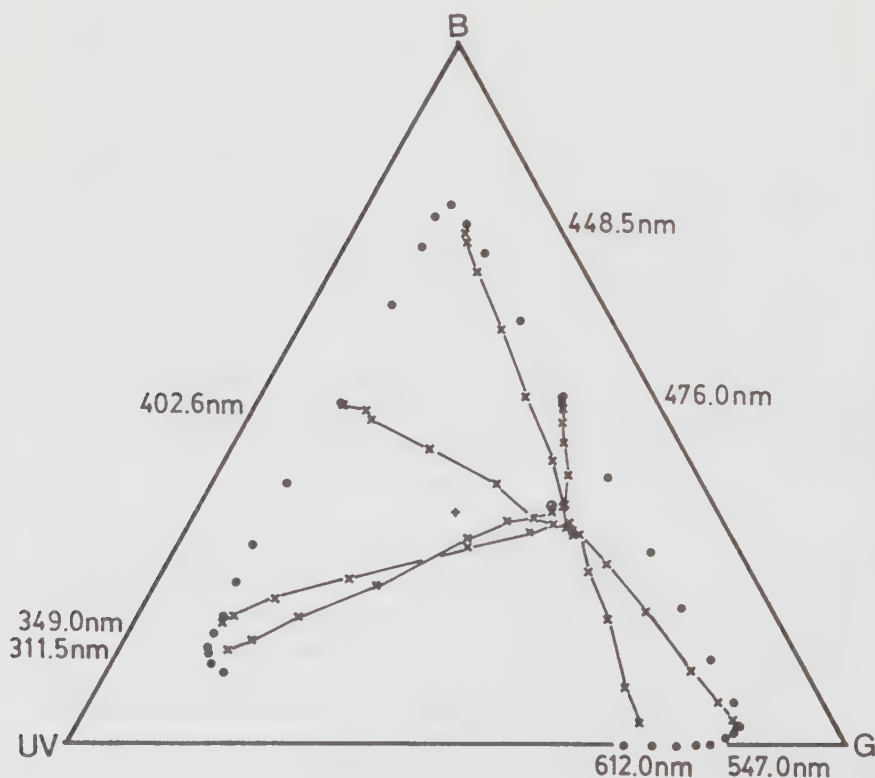


Abbildung 12: Lage der gleich hellen Reize im Farbdreieck der Biene. Punkte - monochromatische Farben von 300 bis 620 nm in 10 nm Abständen; Kreuze - Lage der Mischfarben; Kreis - ungefiltertes Xenonlicht. Im Schwerpunkt des Dreiecks liegt ein Weißlicht, das für alle Wellenlängen gleich viel Quanten emittiert.

Damit dies aber möglich war, musste auf Weiß dressiert werden und die chromatischen Reinheiten der verschiedenen Farben stets als unbelohnte Alternative präsentiert werden. Die Alternative wechselte somit des Öfteren; dies hat aber keinen oder nur einen sehr geringen Einfluß auf das Erlernen des Dressurlichts, wie Menzel (1967) bereits feststellte.

Da so aber die dressierte Marke immer vorhanden war und sich nur die undressierte änderte, konnte jeder Dressurlauf als Test gewertet werden. Das hat aber den Vorteil, daß die Biene bei jeder Entscheidung an die Belohnung herankann und auf diese Weise auch das Problem einer möglichen Extinktion des Lernens von vornherein ausgeschlossen ist.

Zuallererst musste einmal nachgewiesen werden, daß Bienen überhaupt Weiß als Futtermarke lernen. Sie wurden dazu in einem Vorexperiment auf Weiß dressiert und gegen die höchsten chromatischen Reinheiten der Spektralfarben getestet. Die Dressur erwies sich als sehr schwierig (sehr flacher Aquisitonsverlauf) aber doch als möglich, wie die in Abbildung 9c gezeigten Ergebnisse beweisen.

Anschließend sollten für jeden der 47 Testpunkte (siehe Abbildung 12) mindestens 150 Entscheidungsexperimente gemacht werden. Diese hohe Zahl von Einzeltests ist notwendig, damit hinterher mit den Daten eine statistische Abgrenzung von rein zufälligen Entscheidungen möglich ist.

Das gesamte Experiment lief mit insgesamt 14 Bienen, wobei immer eine neue Biene andressiert wurde, wenn die vorige Biene nicht mehr zur Apparatur kam (höchstwahrscheinlich war sie verstorben). Da jedoch nicht das Alter der Bienen kontrolliert wurde, konnte es sowohl passieren, daß ein Individuum nur einen Tag im Experiment war, als auch, daß es maximal 14 Tage im Experiment war. So stammen etwa 80% der gewonnenen Daten von fünf verschiedenen Individuen, was die Streuung der Daten durch mögliche individuelle Unterschiede herabsetzt.

Das gesamte Experiment lief nun so ab, daß beim Hereinkommen der Testbiene in die Apparatur eine Wellenlänge und eine chromatische Reinheit der Farbe eingestellt wurde und das Tier seine erste Entscheidung machen musste. Für die nächsten Tests blieb die Wellenlänge konstant, während die chromatische Reinheit verstellt wurde. Vor der nächsten Entscheidung musste die Biene zuerst wieder durch die Lichtschranke L1 laufen. Damit war gewährleistet, daß bei allen Tests gleiche Anfangsbedingungen bezüglich des Entscheidungsortes und der räumlichen Position des Tieres zu den Lichtreizen gegeben waren.

Die chromatischen Reinheiten wurden in die Stufen eins bis sieben (bzw. bis fünf bei 311.5 nm) eingeteilt und vor Beginn der Testserie ihre Reihenfolge durch würfeln bestimmt. Die Reihenfolge der von der Biene zu treffenden Diskriminationen war also ständig eine Andere und vor allem eine Zufällige. Waren die Tests für alle sieben (fünf) chromatischen Reinheiten beendet, so wurde auf die nächste Wellenlänge umgeschaltet und dort wieder alle chromatischen Reinheiten in zufälliger Reihenfolge getestet. Pro Versuchsserie wurden insgesamt vier verschiedene Wellenlängen durchgeföhren.

Nachdem so maximal 28 Entscheidungen getroffen waren und die Biene maximal 28 mal an die Belohnung herankam, wurde sie wieder aus der Versuchsanparatur entlassen. Anschließend wurde das Y-Rohr entfernt und gegen ein Neues ausgetauscht, damit sich die Biene bei den nächsten Tests nicht nach einer möglicherweise gesetzten Duftmarke orientierte. Das ausgetauschte Y-Rohr wurde unter Leitungswasser gereinigt und zum Trocknen beiseite gelegt.

Beim nächsten Besuch der Biene wurde dann mit der jetzt folgenden Wellenlänge fortgeföhren. In allen Meßpunkten stecken somit Entscheidungen, die zu ganz verschiedenen Tages- und Jahreszeiten aufgenommen wurden. Neben der Registrierung der Läufe durch die Lichtschranken L2 und L3 wurde auch noch aufgezeichnet, ob die Biene ihren Rüssel durch die Öffnung am Ende des Ganges zum Zuckerwasser hindurch steckte. Möglicherweise ist dies ein besseres Entscheidungskriterium, als die Läufe der Biene, da bekannt ist, daß das Ergebnis bei der Dressur fliegender Bienen davon abhängt, ob man die Anflüge auf eine Alternative oder die "Setzer" auswertet.

4.4.2 Auswertung der Versuche

4.4.2.1 Vergleich der Läufe und des Durchsteckens des Rüssels

Untersucht man die Ergebnisse der beiden Verhaltensparameter, so läßt sich weder mit einem χ^2 - noch mit einem Kolmogoroff-Smirnoff-Test auch nur die Andeutung eines Unterschiedes erkennen. Aus diesem Grunde sind auch keine Grafiken, in die beide Kurven eingetragen sind, erstellt worden. Da jedoch nicht bei jedem Lauf auch der Rüssel durch die Öffnung gesteckt wurde, ist die Anzahl der Laufentscheidungen größer als die der "Rüsseldurchsteck"-Entscheidungen und somit genauer. Außerdem ist die Anzahl der Laufentscheidungen in jedem Testpunkt konstant (150), während die Anzahl der "Rüsseldurchsteck"-Entscheidungen variiert. Aus beiden genannten Gründen wurden für die folgenden Ergebnisse nur die Läufe der Bienen gezählt.

4.4.2.2 Ergebnisse der Diskrimination chromatischer Reinheiten gegen Weiß

Da nicht davon ausgegangen werden kann, daß die untersuchte Symmetrie der Apparatur nach dem Neuaufbau noch gilt, müssten die in Kapitel 4.1.1 beschriebenen Untersuchungen wiederholt werden. Sollte sich eine Asymmetrie herausstellen, so müßte solange ein Umbau der Apparatur erfolgen, bis keine Asymmetrie der Dunkel-Läufe mehr vorhanden ist.

Da dies jedoch ein sehr langwieriger Abgleich werden kann, wurde ein anderer Weg gewählt. Da das weiße Licht im Mittel gleich häufig und rein zufällig auf der rechten und linken Seite der Apparatur geboten wurde, wurden die Ergebnisse getrennt nach den beiden Reizlichtpositionen ausgewertet. Es zeigt sich, daß tatsächlich eine Asymmetrie der Apparatur vorhanden war. Die meisten Läufe gingen unabhängig von Wellenlänge und chromatischer Reinheit zur linken Seite.

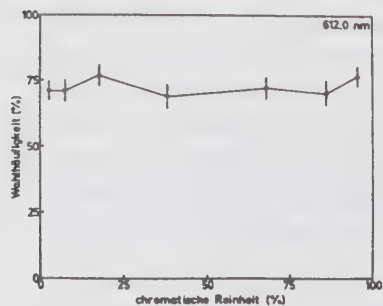
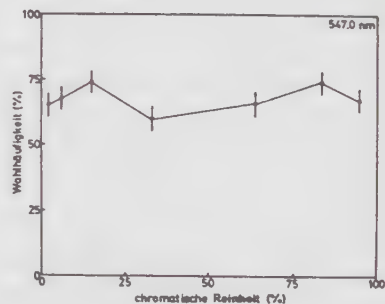
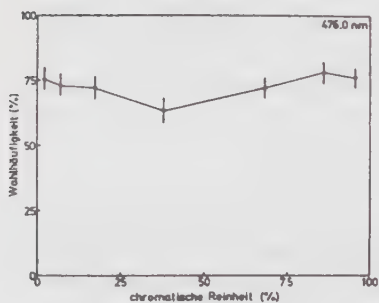
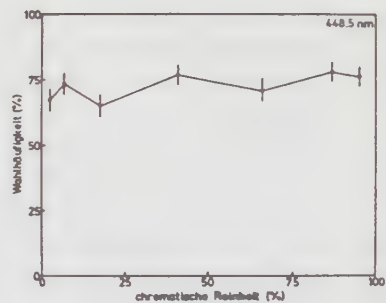
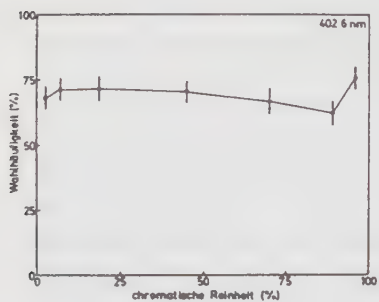
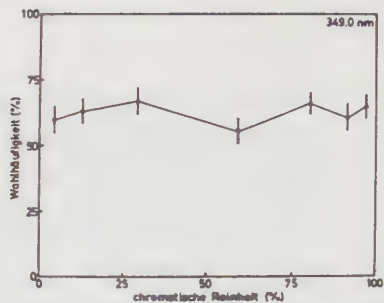
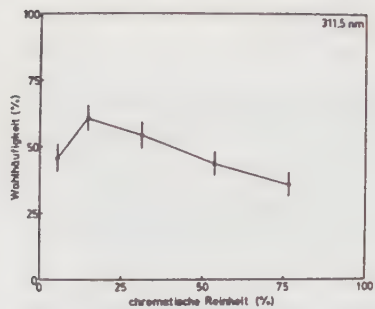
Mit dem in Kapitel 3.6 beschriebenen Verfahren läßt sich jedoch die Anzahl der seitensteten Wahlen und somit auch die Anzahl der Vergleichswahlen zur jeweils weißen Seite bestimmen. Der Anteil der seitensteten Wahlen betrug maximal 15% aller Entscheidungen in einem Testpunkt. Die Anzahl der auswertbaren Entscheidungen reduziert sich zwar durch diese Methode, jedoch ist der Wert für die Wahl der dressierten Marke auf diese Art genauer bestimmt, als wenn man das Mittel aller Entscheidungen genommen hätte (ein Verfahren, das zudem statistisch nicht zulässig ist). Aus der Anzahl n der Vergleichsentscheidungen und dem Anteil p der Wahlen für Weiß läßt sich die Streuung s der Ergebnisse nach

$$s = \sqrt{p \cdot (1-p) / n}$$

bestimmen. Dies ist die Streuung der Binominalverteilung.

In den hier als Vergleichswahlen bezeichneten Entscheidungen ist sicherlich noch ein unbekannter Anteil von Neutralwahlen (siehe Kapitel 3.6) enthalten. Es ist jedoch bisher noch kein Verfahren bekannt, aus dem sich der Anteil dieser Neutralwahlen schätzen läßt. Somit läßt sich der Anteil der Vergleiche zugunsten der dressierten Alternative auch nicht korrigieren. Man kann aber annehmen, daß der Anteil echter Neutralwahlen wellenlängen-unabhängig und unabhängig von der chromatischen Reinheit ist. Der Anteil

Abbildung 13: (nächste Seite) Wahlen der Bienen für Weißlicht bei verschiedenen Wellenlängen und verschiedener chromatischer Reinheit als Alternative (Punkte). Die Balken geben die Streuung $\pm s$ der Messungen an.



der Neutralwahlen wäre dann somit eine konstante Größe, die in alle Messungen gleichartig eingeht.

Auffällig ist bei allen Wellenlängen, daß bereits eine sehr geringe Beimischung der Farbe zum Weiß (chromatische Reinheit von 5% bis 8%) vom Weiß deutlich unterschieden wird (siehe Abbildung 13). Außer bei 311,5 nm sind bereits die ersten Testpunkte signifikant verschieden von einer Verwechslung der beiden Reize (50% Wahl). Des Weiteren bemerkt man bei allen Wellenlängen, daß die Wahl zum Weiß bei mittleren chromatischen Reinheiten etwas abnimmt, um dann bei hohen Reinheiten (außer bei 311,5 nm) wieder anzusteigen. Die Höhe der Abnahme ist für die verschiedenen Wellenlängen unterschiedlich und liegt bei verschiedenen chromatischen Reinheiten. In den meisten Fällen ist die Abnahme signifikant gegenüber einer angenommenen Asymptote, der die Meßwerte zustreben. In der Diskussion soll der Versuch unternommen werden, diesen Effekt zu interpretieren.

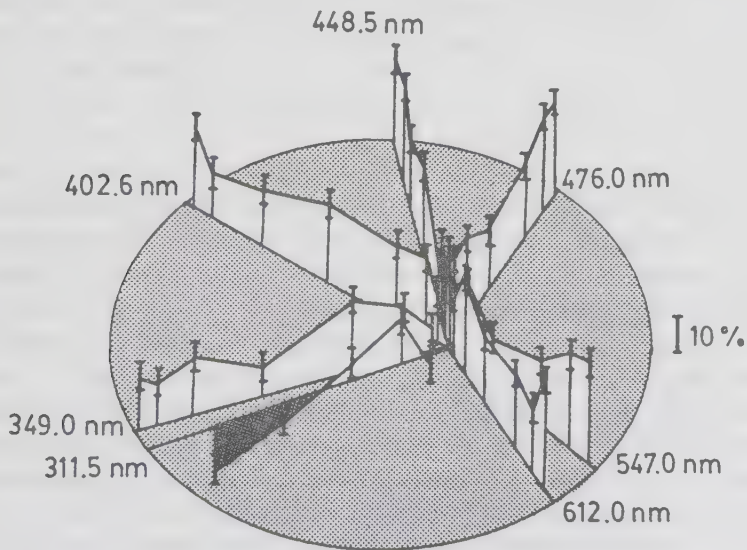


Abbildung 14: Die Wahlen für das Weißlicht sind nochmals in einer anderen Form dargestellt. Die Kreisfläche gibt die Wahlen von 50% an, nach oben sind die Wahlen zum Weiß, nach unten die zur farbigen Alternative (die Skala rechts gibt eine Wahlhäufigkeit von 10% an) aufgetragen. Auf dem Kreisumfang sind die Wellenlängen dargestellt, wobei deren Richtung der Farbtafel (Abbildung 12) entnommen wurde, auf dem Kreisradius die chromatische Reinheit.

Die Abbildung 14 zeigt nochmals dieselben Daten in einer räumlichen Darstellung. Auf dem Kreisumfang liegen die Spektralfarben, auf dem Radius die chromatischen Reinheiten (innen 0%, außen 100%) und nach oben die Wahlhäufigkeit in Prozent. Die Richtung der Spektralfarben wurde der Farbtafel (Abbildung 12) entnommen; da der Abstand der Spektralfarben im Farbdreieck in etwa der Wellenlängenunterscheidungsfunktion (Helversen 1972) entspricht, ist diese Übernahme legitim.

5 Diskussion

5.1 Dressierbarkeit der Bienen

Wie sich bei den ersten Vorversuchen gezeigt hat, lassen sich die Bienen in der Laufapparatur dressieren. Interessant ist, daß die Bienen bei den Spontan-tests überwiegend zum Dunkeln und nicht zum Licht gelaufen sind. Stellt man Vergleiche mit Fototaxisexperimenten (Labhardt und Wehner 1972, Labhardt 1974, Kaiser et al. 1977, Hertel 1982) an, so laufen die Bienen dort immer zum Licht hin, sofern sie es erkennen können. Diese positive Fototaxis wird als eine Fluchtreaktion gedeutet.

Da die Bienen bei mir aber eher eine negative Fototaxis zeigten, dürfte auch keine Fluchtstimmung vorliegen. Über die Ursachen läßt sich jedoch nur spekulieren: möglicherweise haben die Bienen Futter gesucht und sich deshalb zum Dunkeln gewandt (immerhin sind auch Blüten häufig an der Nektarquelle dunkler als in der Umgebung).

Durch eine Dressur ließ sich jedoch diese negative in eine positive Fototaxis verändern (Abbildung 9). Der Unterschied von fast 50% bei 448.5 nm ist auf dem 0.1%-Niveau signifikant. Für die beiden anderen Wellenlängen (476.0 und 547.0 nm) besteht nur ein Unterschied auf dem 5%-Niveau. Dies liegt vor allem an der geringeren negativen Fototaxis bei den Spontanläufen und an der geringen Anzahl der gemachten Testläufe.

Auch Weiß ließ sich als Futtermarke gegen gleich helle monochromatische Lichter dressieren, jedoch gab es hierbei einige Probleme, auf die in Kapitel 5.3 nochmals eingegangen werden soll.

5.2 Spektrale Empfindlichkeit

Da die Reize verschiedener chromatischer Reinheit in gleicher subjektiver Helligkeit geboten werden sollten, mussten zuerst Helligkeitskennlinien für

die benutzten Wellenlängen und das Weiß erstellt werden. Aus diesen Kennlinien ließ sich dann leicht (siehe 4.3) eine spektrale Empfindlichkeitsfunktion erstellen.

Spektrale Empfindlichkeitskurven für fliegende und laufende Bienen wurden schon von mehreren Autoren publiziert, wobei die Ergebnisse z.T. sehr stark variieren.

Daumer normierte seine Ergebnisse auf grün und fand folgende Empfindlichkeiten:

$UV_{(360)} = 5.6$, $blauviolett_{(440)} = 1.5$, $blaugrün_{(490)} = 0.5$, $grün_{(530)} = 1$, $gelb_{(588)} = 0.8$ und $orange_{(616)} = 0.3$.

Helversen (1972) fand für verschiedene Bienen unterschiedliche Ergebnisse - seine Mittelwerte gab er jedoch nur für drei Bereiche ohne Wellenlängenangabe an. Bobeth (1979) gab dieselben Bereiche wie v. Helversen an, Hertel (1982) hat nur bei drei Wellenlängen die Empfindlichkeit getestet. Die Ergebnisse werden hier deshalb in tabellarischer Form zusammengefaßt:

	<u>UV</u>	:	<u>B</u>	:	<u>G</u>
v. Helversen	16	:	2.7	:	1
	16.5	:	2.8	:	1
Bobeth	3.9	:	2.4	:	1
Hertel	2.14	:	0.27	:	1

Bei Hertel zeigt blau die geringste Empfindlichkeit, bei v. Helversen und Bobeth ist die Biene dagegen im Blauen etwa 2.4 bis 2.8 mal so empfindlich wie im Grünen. Die Empfindlichkeit im UV variiert noch stärker, bei Hertel ist sie etwa doppelt so hoch wie im Grünbereich, bei Bobeth vier mal so hoch und bei v. Helversen sogar 16 mal so hoch.

Die Unterschiede lassen sich nur im Blaubereich durch die verschiedenen Methoden erklären - Hertel arbeitete mit laufenden Bienen (Fototaxis), v. Helversen und Bobeth dagegen mit fliegenden Tieren (Dressur). Der Unterschied im UV bei den Ergebnissen von Bobeth und v. Helversen ist dagegen nicht erklärbar - beide arbeiteten mit den gleichen Methoden.

Normiert man die von mir gemessenen Werte ebenfalls auf die Grünempfindlichkeit, so erhält man:

$UV_{(311.5)} = 0.94$, $UV_{(349.0)} = 3.3$, $violett_{(402.6)} = 3.3$, $blau_{(448.5)} = 0.74$, $blaugrün_{(476.0)} = 1.9$, $grün_{(547.0)} = 1$ und $orange_{(612.0)} = 1.3$.

Da keiner der genannten Autoren im extremen UV gemessen hat, ist der Wert bei 311.5 nm nicht zu vergleichen. Das Maximum zwischen 349.0 und 402.6 nm liegt zwischen den UV-Werten von Bobeth und Hertel, die Werte für blau

und blaugrün entsprechen in etwa denen von Daumer (blauviolett, blaugrün), jedoch ist bei ihm die Biene für die kürzere Wellenlänge empfindlicher als für die längere. Der Wert für orange läßt sich ebenfalls nur mit den Daten von Daumer vergleichen, er ist bei mir deutlich höher.

Zusammenfassend kann man sagen, daß es keine allzu großen Abweichungen zu den bisher veröffentlichten Daten gibt und daß die gemessene spektrale Empfindlichkeit offensichtlich stark von der Meßmethode abhängt. Bei fliegenden Bienen ist die UV-Empfindlichkeit stets sehr viel höher als die Grünempfindlichkeit, bei laufenden beträgt sie nur das zwei- bis dreifache der Grünempfindlichkeit. Die Höhe der Blauempfindlichkeit scheint dagegen mehr davon beeinflußt zu werden, ob man Experimente mit einer Spontanwahl (Fototaxis) oder einer Dressur macht.

Wegen der z.T. doch recht stark streuenden Ergebnisse, die offenbar sehr von der Untersuchungsmethode abhängen, sollte man für eigene Experimente stets die Empfindlichkeit unter den gleichen Bedingungen wie die nachfolgenden Untersuchungen bestimmen und nicht andere Daten unbesehen übernehmen!

5.3 Sonderstellung von Weiß

Die Dressur von Weiß als Futtermarke erwies sich schon immer als sehr schwierig. M. Hertz (1937) kam zu dem Ergebnis, daß sich Weiß mit UV überhaupt nicht dressieren läßt. Engländer (1941) fand, daß sich Weiß mit UV horizontal nicht dressieren läßt, wohl aber, wenn die Marke vertikal gegeben wird. Daumer (1956) dressierte Bienen dann schließlich auch auf eine horizontal gebotene weiße Marke mit UV, fand aber ebenfalls, daß dies nur schlecht geht. Menzel (1967) kam zu denselben Ergebnissen wie Daumer.

Vereinzelte Lernkurven (nicht dargestellt) für einzelne Bienen der Dressur auf Weiß gegen gleich helle monochromatische Lichter aufgenommen. Erst nach etwa 10 bis 15 Lernakten ging die Kurve von der ansteigenden Phase in ein Plateau über. Vergleicht man dies mit Lernkurven für Spektralfarben (Violett wird z.B. bereits nach einem Lernakt zu fast 90% richtig gewählt; Menzel 1967), so zeigt sich deutlich die Schwierigkeit der Weißdressur. Selbst im Plateau wird Weiß bestenfalls zu nur fast 80% richtig gewählt (siehe Abbildung 9c).

Integriert man nun die Weißintensität über den Sehbereich von 300 bis 620 nm, so läßt sich ebenso wie für die Spektralfarben eine Kennlinie der Wahl hell gegen dunkel aufstellen (Abbildung 10). Da diese Kennlinie direkt

vergleichbar mit den anderen Kennlinien ist, läßt sie sich durch die gleiche Funktion beschreiben. Der Kehrwert des Parameters $\bar{x}$ ist wiederum ein Maß der Empfindlichkeit. Somit kann man eine Weißempfindlichkeit angeben, die direkt mit der spektralen Empfindlichkeit auf die verschiedenen Wellenlängen vergleichbar ist (Abbildung 11).

Würde Weiß nach seiner subjektiven Helligkeit gemäß der spektralen Empfindlichkeitsfunktion bewertet werden (wie Bobeth 1979 vorausgesetzt hatte), so müßte die Weißempfindlichkeit zwischen dem Maximum im violetten Bereich und den geringsten Werten (bei 311.5 nm und 448.5 nm) liegen. Dies würde bedeuten, daß weißes Licht bereits von den Rezeptoren (gemäß deren spektraler Absorptionskurve) und den ersten Interneuronen (mit unterschiedlicher Verstärkung der drei Eingänge) vollkommen bewertet wird.

Wie sich aber nun zeigt, liegt die Weißempfindlichkeit niedriger als die Empfindlichkeit für alle (gemessenen) Wellenlängen. Dies kann aber nur bedeuten, daß weißes Licht nicht nur quantitativ gemessen wird, sondern eine eigene "Farb"-qualität besitzt und aufgrund dessen über eine weitere (noch unbekannte) Bewertungsinstanz verrechnet werden muß.

Menzel (1967) dressierte fliegende Bienen auf verschiedene Spektralfarben. Während Violett sehr schnell gelernt wurde (schon nach dem ersten Lernakt flogen die Bienen die belohnte Alternative zu etwa 85% an), verlief die Lernkurve im Grünen sehr viel flacher. Diese Ergebnisse lassen eine Korrelation von spektraler Empfindlichkeit und Lerngeschwindigkeit vermuten. Da für Weiß eine sehr geringe Empfindlichkeit vorliegt, wird es offensichtlich auch nur schwer erlernt.

Man hätte nun natürlich auf die spektralen Reize dressieren und die Mischung mit Weiß als negative Alternative bieten können. Dies hätte jedoch den Nachteil, daß man für jede Wellenlänge mindestens eine neue Biene gebraucht hätte und die Tests für die verschiedenen Wellenlängen nacheinander hätten gemacht werden müssen. Dann wären aber die Tests zu verschiedenen Jahreszeiten erfolgt und die Ergebnisse möglicherweise nicht mehr vergleichbar. Da aber die Dressur nur etwa einen halben Tag dauerte und mit einer Biene bis zu 14 Tagen lang gearbeitet werden konnte, fällt das Problem der langsamen und schwierigen Weißdressur nicht so sehr ins Gewicht und es wurde der besseren Vergleichbarkeit wegen die Dressur auf Weiß beibehalten.

Eine ökologische Interpretation des Weißproblems wird nochmals in Kapitel 5.4.1.2 gegeben.

5.4 Wahrnehmung der chromatischen Reinheit

5.4.1 Zerlegung der Wahlfunktion

Bereits in Kapitel 4.4.2.2 wurde angedeutet, daß die Wahlhäufigkeit für Weiß bei steigender chromatischer Reinheit der Farben nicht nach einer ansteigenden Phase konstant bleibt sondern wieder abnimmt, wobei Stärke der Abnahme und chromatische Reinheit, bei der diese erfolgt, wellenlängenabhängig sind. Da diese Abnahme in fast allen Fällen signifikant ist, muß versucht werden, sie zu erklären.

Wie bereits in Kapitel 3.6 dargestellt, treten bei telotaktischen Wahlen von Tieren nicht nur reine Vergleiche gemäß der Dressur auf, sondern es gibt verschiedene Störungen, die Jander als reine Zufallswahlen, reine Zufallsläufe, Wahlwechsel und reizunabhängige Wahl bezeichnet.

Zufallswahlen und -läufe kann man zu Neutralwahlen zusammenfassen. Wie bereits Jander feststellte, ist deren Anteil nur schwer bestimmbar. Ein Verfahren zur Korrektur der reizunabhängigen Wahl wurde in Kapitel 3.6 beschrieben; die Ergebnisse der Abbildungen 13 und 14 sind mit dieser Methode bereits korrigiert. Es wurde jedoch angenommen, daß nur seitenstete Wahlen nach links erfolgten. Es ist jedoch sehr wohl denkbar, daß auch nach rechts seitenstete Wahlen erfolgten. Diese wurden jedoch von einer gleich großen Zahl weiterer seitensteter Wahlen nach links kompensiert. Diese zusätzlichen seitensteten Wahlen lassen sich mit dem beschriebenen Verfahren nicht korrigieren und sie müssen somit den Neutralwahlen zugeschlagen werden, was deren Anteil erhöht.

Die Möglichkeit eines Wahlwechsels wurde bisher noch garnicht berücksichtigt. Nimmt man nun an, daß ein Wahlwechsel nur erfolgen kann, wenn die beiden Alternativen zu unterscheiden sind, so könnte dieser nur bei höheren chromatischen Reinheiten auftauchen und müßte sich als eine Abnahme der Wahlhäufigkeit zur dressierten Marke bemerkbar machen. Die gefundene Abnahme läßt sich so also leicht durch einen Wahlwechsel erklären.

Will man aber nun eine Korrektur machen, bei der die Wahlen, die durch Wahlwechsel entstanden, von den Gesamtvergleichswahlen abgezogen werden, so sind noch einige Annahmen über die Abhängigkeit der Dressurwahlhäufigkeit und die Wahlhäufigkeit bei Wahlwechsel von der chromatischen Reinheit nötig:

1. Dressurwahl

Die Unterscheidungsfunktion soll den typischen Verlauf mit flachem

Anstieg, steiler Diskriminationsphase und Plateau bei guter Unterscheidung haben. Alle bisher gefundenen Unterscheidungsfunktionen haben diesen sigmoiden Verlauf, der sich am besten durch die Verteilungsfunktion einer Normalverteilung beschreiben läßt.

2. Wahlwechsel

Beim Wahlwechsel laufen die Bienen von der dressierten Marke weg. Dieses Verhalten muß ein Spontanes sein, da die Tiere ja auf der alternativen Marke nie belohnt wurden. Würden die Tiere spontan zum weißen Licht laufen, so dürfte sich dies bei der chromatischen Reinheit $CR=0$ wegen der Verwechslung der beiden Marken nicht bemerkbar machen. Weißwahl bei höherer chromatischer Reinheit wäre aber kein Wahlwechsel. Somit bleibt nur, daß spontan farbiges Licht bevorzugt wird. Nimmt man nun an, daß die höchste Bevorzugung im Bereich mittlerer chromatischer Reinheit liegt, so schließt dies auch den denkbaren Extremfall der Bevorzugung der reinen Spektralfarbe ein. Der allgemeine Fall ist jedoch der, wo der Wahlwechsel mit zunehmender chromatischer Reinheit bis zu einem Maximum zunimmt, um dann in Richtung der Spektralfarbe wieder abzunehmen. Einen solchen glockenförmigen Verlauf kann man am besten durch die Verteilungsdichte der Normalverteilung beschreiben.

Verteilungsfunktion und -dichte der normierten Normalverteilung liegen als Tabellen vor und wurden so in einen Rechner eingegeben. Arbeitet man nun mit beliebigen Normalverteilungen ($\bar{x} \neq 0$, $s \neq 1$), so erhält man die Funktionswerte $F(CR)$ an der Stelle CR durch folgende Transformation:

$$t = (CR - \bar{x})/s$$

und anschließendes Nachschlagen in der Tabelle unter dem Wert t . Die Funktionswerte der Verteilungsdichte nehmen dabei Werte zwischen 0 und 0.3984, die der Verteilungsfunktion zwischen 0 und 1 an. Da beide Funktionen aber Werte zwischen 50 und 100% Wahlhäufigkeit annehmen sollen, muß der Funktionswert aus der Tabelle noch mit einem Faktor A multipliziert werden.

Ein Programm berechnet nun für $CR=0$ bis 100 die beiden Funktionen, wobei insgesamt sechs Parameter eingegeben werden müssen: $\bar{x}_1$ und s_1 als Mittelwert und Standardabweichung der Dressurwahl, sowie der Faktor A_1 und die Parameter $\bar{x}_2$, s_2 und A_2 für den Wahlwechsel. Beide Funktionen sowie deren Summe werden anschließend grafisch dargestellt, wobei die Grafik ebenfalls die Meßpunkte mit ihrer Streuung enthält. Zusätzlich wird

ein Wert ausgegeben, der die Güte der Anpassung der Summenfunktion an die Meßpunkte charakterisiert.

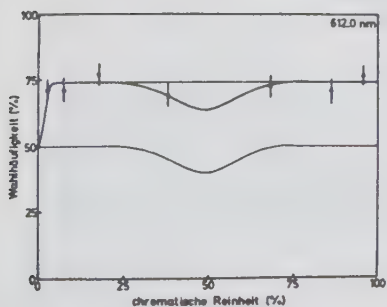
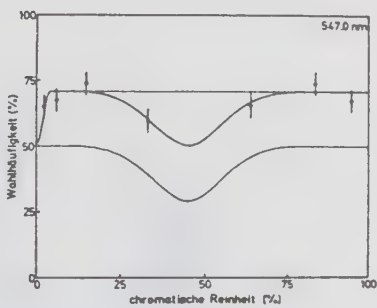
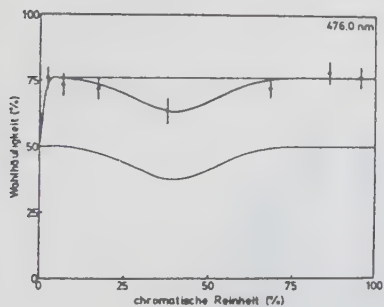
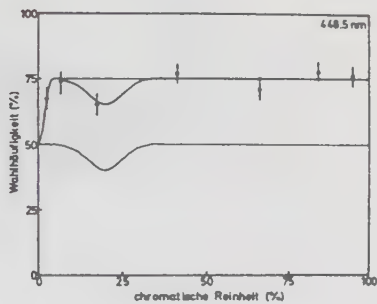
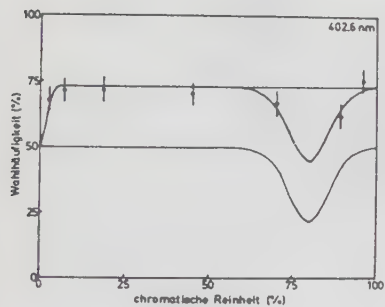
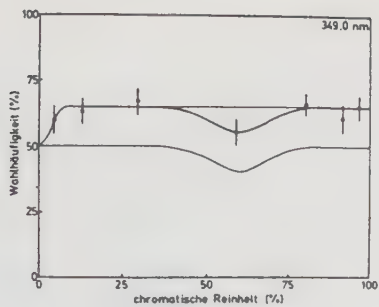
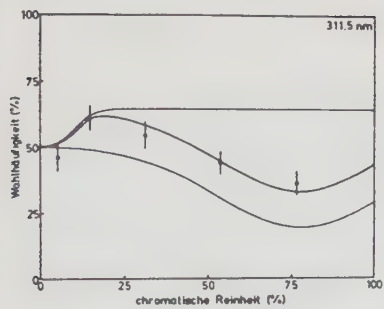
Die sechs Parameter werden anschließend solange verändert, bis die Abweichung der Summenfunktion von den Meßwerten möglichst klein wird und daraufhin werden die Meßwerte mit ihrer Streuung, die beiden Wahlfunktionen und deren Summe ausgeplottet. Das Ergebnis dieser so erzielten Dekomponierung der gemessenen Wahl ist in Abbildung 15 für alle sieben Wellenlängen dargestellt.

Die jeweils obere Kurve gibt die reine Dressurwahl, die untere den reinen Wahlwechsel wieder. Die mittlere, etwas dicker gezeichnete Kurve, gibt die Summe aus Dressurwahl und Wahlwechsel wieder. In Abbildung 16a und b sind die Dressurwahl und der Wahlwechsel nochmals getrennt dargestellt, wobei auf dem Kreisumfang jeweils die Spektralfarben liegen, auf dem Radius die chromatischen Reinheiten (innen 0%, aussen 100%) und nach oben die Wahlhäufigkeit in Prozent. Die Richtung der Spektralfarben vom Weiß aus wurde aus dem Farbdreieck (Abbildung 12) übernommen (siehe zum Vergleich auch Abbildung 14).

5.4.1.1 Wahl der Dressurmarke

Die Wahl des Weißlichts ist aus der Abbildung 16a deutlicher zu sehen, als aus den Einzelabbildungen der Abbildung 15. Deutlich sieht man, daß schon sehr geringe Beimischungen der Spektralfarben zu einer Unterscheidung vom Weiß führen. Die Wendepunkte $\bar{x}$ der Wahlfunktionen liegen bei chromatischen Reinheiten zwischen etwa 2 und 5%, nur bei 311.5 nm liegt er etwas höher.

Abbildung 15: (nächste Seite) Zerlegung der Wahlen für die verschiedenen chromatischen Reinheiten in zwei Komponenten. Obere Kurve - es wurden nur Vergleichswahlen gemacht; die Kurve gibt den Anteil der Wahlen des weißen Lichts. Untere Kurve - Wahlen gemäß einem Wahlwechsel (siehe Kapitel 3.6); eingetragen ist wiederum die Wahl des Weißlichts. Mittlere Kurve - Summe aus reinen Vergleichswahlen und Wahlen gemäß einem Wahlwechsel. Für die reinen Vergleichswahlen wurde ein Verlauf nach der Verteilungsfunktion der Normalverteilung angenommen, für den Wahlwechsel ein Verlauf nach der Verteilungsdichte der Normalverteilung. Beide Funktionen wurden in einen Rechner eingegeben und die Parameter der Normalverteilungen solange verändert, bis die Abweichung der Summenkurve von den Meßwerten minimal war.



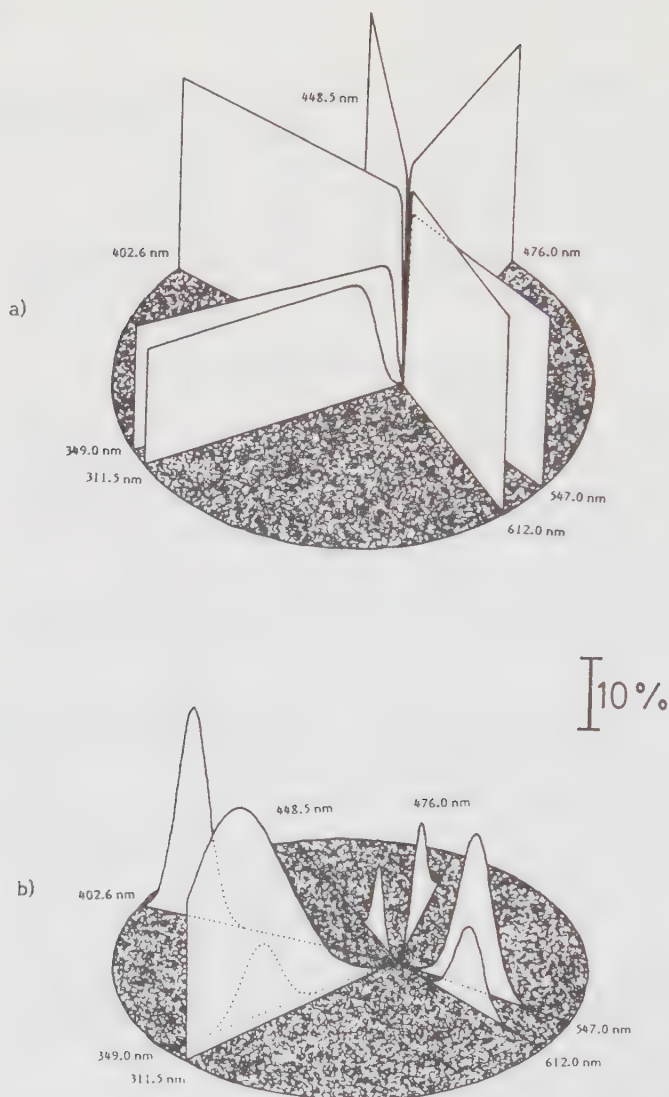


Abbildung 16: Die Vergleichswahlen (oben) und die Wahlen nach einem Wahlwechsel (unten) sind nochmal räumlich dargestellt. Die Richtung der Wellenlängen wurde aus der Farbtabel übernommen; auf dem Kreisradius wurde die chromatische Reinheit aufgetragen (0% am Weißpunkt und 100% auf dem Kreisumfang) und nach oben sind die Vergleichswahlen zum weiß (a) bzw. die Wahlen zur Farbe (b) eingezeichnet.

Bei diesen geringen chromatischen Reinheiten sind die Weißintensitäten fast identisch. Der Farbanteil ist sehr gering und bringt somit kaum mehr Licht. Wie bereits in Kapitel 4.4 geschildert, führt ein eventuell doch bestehender Helligkeitsunterschied maximal zu einem Wahlunterschied von 1.2%. Selbst wenn die Berechnung der subjektiv gleich hellen Reize nach dem in Kapitel 3.4 beschriebenen Verfahren falsch ist, können die Bienen somit die Reize nicht aufgrund einer Helligkeitsdifferenz unterscheiden. Der Wahlunterschied von 10 bis 15% im Wendepunkt der Funktion läßt sich also nur auf ein Erkennen der Farbigkeit der Testalternativen zurückführen.

Da bei Versuchsbeginn angenommen wurde, daß die Unterscheidung zwischen weißem und farbigem Licht sehr viel schlechter ist (erst bei deutlich höheren chromatischen Reinheiten ansteigt), wurden als Testreize solche ausgewählt, die mindestens eine chromatische Reinheit von 2 bis 5% hatten. Wie sich jetzt zeigt, ist die Unterscheidung jedoch sehr viel besser und es wäre somit sinnvoll, den Bereich 0 bis 10% chromatischer Reinheit nochmals mit höherer Auflösung zu untersuchen.

5.4.1.2 Wahlwechsel

Die Abhängigkeit des Wahlwechsels von der chromatischen Reinheit und der Wellenlänge ist in der Abbildung 16b zu erkennen. Bei allen Wellenlängen liegt die größte spontane Bevorzugung im Bereich mittlerer chromatischer Reinheiten, aber die Lage und Höhe des Maximums, sowie die Breite der Funktion ist bei den einzelnen Wellenlängen sehr verschieden.

Man könnte nun darüber spekulieren, ob diese spontane Bevorzugung auf eine Vorerfahrung oder auf eine Vererbung zurückzuführen ist - deutlich ist jedoch die Korrelation mit natürlichen Objekten (siehe Abbildung 17), die ebenfalls ihre chromatische Reinheit im bevorzugten Bereich haben.

In der Abbildung 17 sind die chromatischen Reinheiten der Maxima ($\bar{x}_2$) sowie die Breite ($\pm s_2$) des Wahlwechsels in die Farbtafel eingetragen. Zusätzlich sind die Farborte einiger natürlicher Objekte (siehe auch Abbildung 2) eingezeichnet. Auch wenn die vermessenen Objekte überwiegend im blaugrünen Bereich liegen, so ist doch deutlich, daß alle Blüten innerhalb des Bereichs $\bar{x} \pm s$ liegen, während die Blätter alle ungesättigter erscheinen und außerhalb dieses Bereichs zu finden sind.

Besonders auffällig ist der sehr breite Bevorzugungsbereich bei 311.5 nm. Selbst die reine Spektralfarbe wird spontan noch häufiger gewählt, als das Dressurweiß. Zur Klärung dieses Phänomens muß man sich nochmals

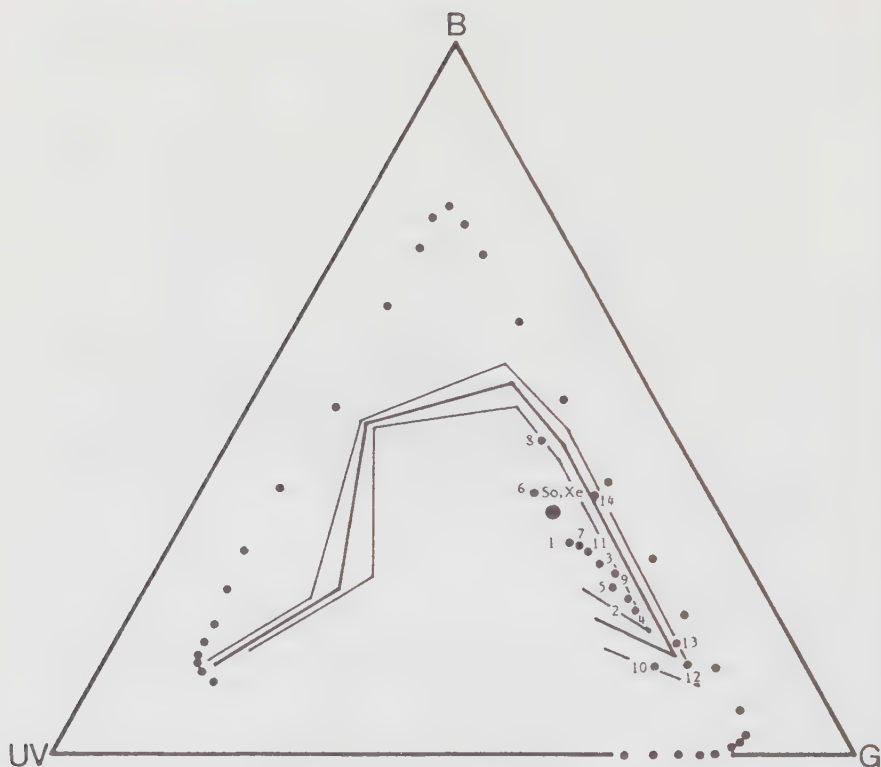


Abbildung 17: Farbtabel mit Maxima ($\bar{x}_2$) und Breite ($\pm s_2$) des Wahlwechsels sowie den Farborten einiger natürlicher Objekte. So, Xe - Farbort des Himmelslichts bzw. der Xenonlampe; 1 - Blatt von *Bétula verrucosa* (Birke); 2 - Blatt von *Ácer platanoídes* (Ahorn); 3 - Blatt von *Plátanus occidentális* (Platane); 4 - Blatt von *Tília ulmifolia* (Linde); 5 - Blatt von *Fágus L.* (Buche); 6 - Blatt von *Fágus sylvática* (Rotbuche); 7 - Blatt von *Castánea satíva* (Edelkastanie); 8 - rote Blüte von *C. satíva*; 9 - Blatt von *Labúrnum vulgare* (Goldregen); 10 - gelbe Blüte von *L. vulgare*; 11 - Blatt von *Taráxacum officinále* (Löwenzahn); 12 - gelbe Blüte von *T. officinále*; 13 - gelbe Röhrenblüte von *Bellis perénis* (Gänseblümchen); 14 - weiße Zungenblüte von *B. perénis*.

genau die Situation in den Laufgängen verdeutlichen. Die Reizlichter kommen ja nicht direkt aus der Richtung der Futterquellen (siehe Abbildung 5), sondern liegen kurz davor. Die Biene läuft also erst zum Licht hin und kommt dann auf der letzten Teilstrecke in einen dunklen Bereich. Dies entspricht wiederum sehr der natürlichen Situation: eine Blüte, die UV reflektiert hat in ihrem inneren Bereich direkt an der Nektarquelle eine Farbe, die kein UV enthält. Wie Daumer (1958) fand, stecken Bienen spontan ihren Saugrüssel heraus, wenn sie von einem Bereich, der UV reflektiert in einen Bereich ohne UV hinüberlaufen.

Zusammengenommen kann man sagen, daß die spontane Komponente der Wahl (Wahlwechsel) ziemlich deutlich die natürlichen Futterquellen widerspiegelt und hierin möglicherweise eine ökologische Anpassung der Bienen an die Blüten (oder der Blüten an die Bienen?) vorliegt.

In meinen Versuchen konnte die spontane Komponente der Wahl nur indirekt durch Zerlegung der Wahlhäufigkeiten in eine Dressur-Komponente und einen Wahlwechsel gemessen werden. Zur genaueren Klärung dieses Phänomens müssten nun Experimente gemacht werden, die eine direkte Messung der Spontanwahl erlauben. Dies ist insofern schwierig, als die Bienen zwar motiviert sein müssen, an einer Stelle nach Futter zu suchen, jedoch nicht auf eine bestimmte Marke dressiert sein dürfen. Ein solches Experiment dürfte sich jedoch nur sehr schwer in Laufgängen durchführen lassen, da undressierte Bienen hier sehr leicht in eine Fluchtstimmung geraten und sich dann rein fototaktisch orientieren würden.

Ein denkbares Experiment wäre z.B., daß man Bienen in einen Raum hineindressiert, in dem sie eine Belohnung auf beleuchteten Mattscheiben erhalten. Eine Mattscheibe müsste mit unterschiedlichen Farben und unterschiedlicher chromatischer Reinheit präsentiert werden, die andere mit einem gleich hellem Weiß.

Die Konzentration des Zuckerwassers sollte dabei so hoch sein, daß man ständig "Neulinge" erhält. Von diesen dürfte dann nur der jeweils erste Anflug auf die beiden Mattscheiben gewertet werden.

Aus den Wahlhäufigkeiten müsste sich dann zeigen lassen, ob es tatsächlich die postulierte Bevorzugung eines bestimmten - für jede Farbe anderen - Sättigungsbereichs für die Bienen gibt.

5.4.2 Ergebnisse von Bobeth

Wie bereits in Kapitel 2.3 geschildert, fand Bobeth (1979), daß Bienen keine

Farbsättigung sehen können, sondern nur den Farbanteil im Gemisch nach seiner Helligkeit beurteilen. Neben den bereits vorne aufgeführten Fehlern hat er jedoch noch einen weiteren Fehlschluß gemacht.

Bobeth bestimmte die Intensität der Farbe, die im Gemisch zu einer konstanten Unterscheidung von Weiß führte. Die Kehrwerte dieser Intensitäten zeigten genau den Verlauf der spektralen Hellempfindlichkeit, woraus er schloß, daß Bienen die Sättigung der Farben nicht unabhängig von Helligkeit und Wellenlänge beurteilen können.

Hemminger und Mahler (1980) haben nun einen sehr ähnlichen Versuch mit menschlichen Probanden gemacht. Sie gaben ein konstantes Weißlicht vor und stellten den Testpersonen die Aufgabe, diesem Weiß soviel Spektrallicht beizumischen, bis sie das Gefühl hatten, daß die Farbe nun zu 50% gesättigt sei. Anschließend notierten sie die Intensitäten der jeweiligen Spektralteile. Dies entspricht genau der Methode von Bobeth, nämlich Messung der Farbintensität bei konstanter Empfindung. Auch Hemminger und Mahler trugen nun die Kehrwerte der Intensitäten der Spektralfarben gegen die Wellenlänge auf und erhielten den Verlauf der photopischen Hellempfindlichkeit des Menschen (Abbildung 3 bei Hemminger und Mahler). Sie ziehen daraus jedoch nun nicht etwa den Schluß, daß der Mensch keine Farbsättigung unterscheiden kann!

5.4.3 Eigene Ergebnisse

Bisher wurde die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit der Dressurmarke und der Alternative von der chromatischen Reinheit der Farbgemische untersucht.

Obwohl klar ist, daß die Untersuchungs- und Auswertemethoden von Bobeth ungeeignet für die Fragestellung sind und seine Schlußfolgerungen daraus somit zwangsweise auch unzutreffend sein müssen, soll trotzdem nochmals der Zusammenhang zwischen spektraler Empfindlichkeit und Farbsättigung untersucht werden.

Zuerst stellt sich die Frage, welcher subjektive Parameter dem physikalischen Parameter chromatische Reinheit gegenüberzustellen ist. Für die reine Dressurwahl kommen folgende Parameter in Frage: Wahlhäufigkeitsunterschied bei maximal unterschiedlichen Reizen, chromatische Reinheit im Wendepunkt der Funktion und chromatische Reinheit bei konstantem Wahlunterschied. Für die reine Spontanwahl gibt es ebenfalls drei mögliche Parameter: maximale Spontanwahl, chromatische Reinheit im Maximum und chromatische Reinheit bei konstantem Wahlunterschied (hier gibt es außer im

Maximum stets zwei Punkte - es ist sinnvoll, den Kleineren zu wählen.)

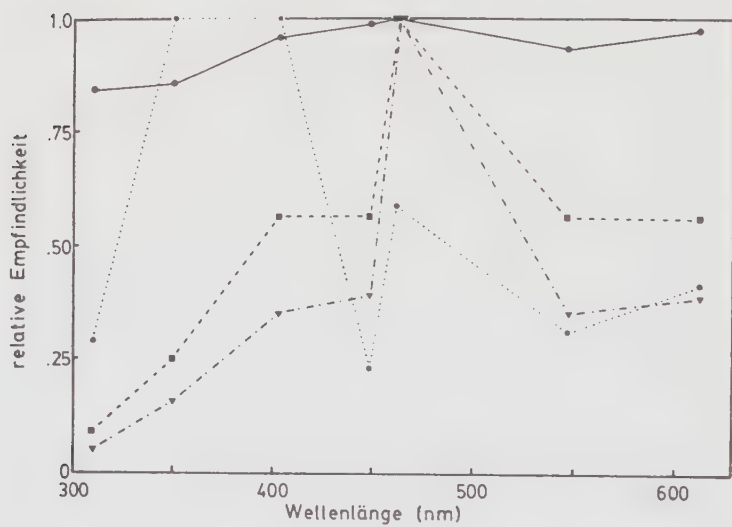
Höhe des Wahlunterschieds und Kehrwerte der chromatischen Reinheiten (Empfindlichkeiten) sind in Abbildung 18 als Funktion der Wellenlänge zusammen mit der spektralen Hellempfindlichkeit (siehe Abbildung 11) aufgetragen. Abbildung a enthält die Parameter der reinen Dressurwahl (als konstanter Wahlunterschied wurde 20% gewählt), Abbildung b die des Wahlwechsels (konstanter Wahlunterschied = 16%).

Die Kurven für die Parameter $\bar{x}$ (chromatische Reinheit des Wendepunktes bzw. des Maximums) und für chromatische Reinheit bei konstantem Wahlunterschied verlaufen in beiden Fällen fast identisch und sind deutlich unterschiedlich vom jeweils maximalen Wahlunterschied. Klar ist auch, daß jeweils alle drei Kurven von der spektralen Hellempfindlichkeit unterscheidbar sind.

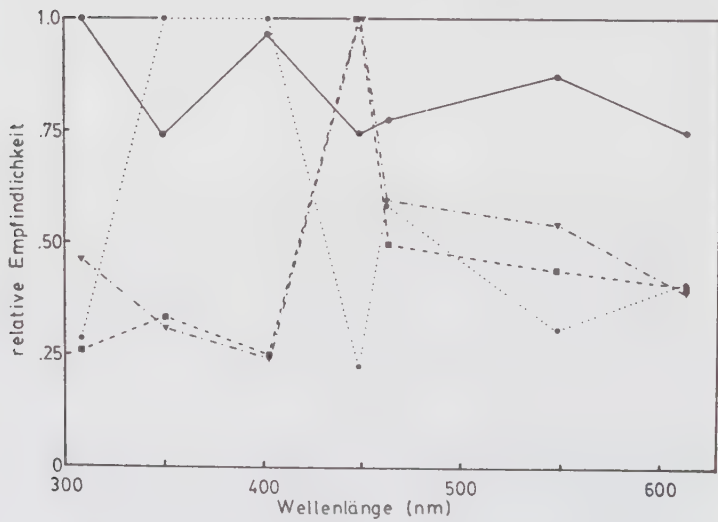
Egal, welchen der möglichen Parameter man nun als Farbsättigung (Wahrnehmung der chromatischen Reinheit) bezeichnet - es zeigt sich, daß alle unterschiedlich von der spektralen Empfindlichkeit der Biene sind und die Farbsättigung somit ein eigenständiger Wahrnehmungsparameter neben Farbton- und Helligkeitswahrnehmung sein muß.

Abbildung 18: (nächste Seite) Verschiedene Parameter, die die Sättigung repräsentieren können in Abhängigkeit von der Wellenlänge im Vergleich zur spektralen Empfindlichkeit der Läufe (siehe Abbildung 11). In a) sind die Parameter der Vergleichswahlen dargestellt, in b) die des Wahlwechsels. *.....* spektrale Empfindlichkeit der Läufe; ●—● Asymptote der Vergleichswahlen bei hoher chromatischer Reinheit bzw. Maximum der Wahlen nach Wahlwechsel; ■- - ■ chromatische Reinheit der Vergleichswahlen im Wendepunkt (x) der Kurve bzw. des Wahlwechsels im Maximum (x); ▼- - ▼ chromatische Reinheit bei 70% Wahlhäufigkeit der Vergleichswahlen bzw. bei 66% des Wahlwechsels. Es sind nicht direkt die chromatischen Reinheiten, sondern ihre Kehrwerte (normiert auf den jeweils größten auftretenden Wert) eingetragen: dies entspricht einer Empfindlichkeit der chromatischen Reinheit (siehe auch Definition der spektralen Empfindlichkeit).

a)



b)



5.4.4 Inkrementelle Schwelle der Sättigungswahrnehmung

Ein wichtiges Maß der Unterscheidbarkeit zwischen zwei Reizen, die sich ineinander überführen lassen, ist die inkrementelle Schwelle. Bei der Farbsättigung also die chromatische Reinheit einer Farbe, die gerade von Weiß unterschieden wird. Hängt diese Schwelle nun von der Wellenlänge der Farbkomponente ab und ist sie abhängig davon, was man als Unterscheidbarkeit definiert?

Da man aus der Spontanwahl nicht direkt auf eine Unterscheidungsfähigkeit der Reize schließen kann (die Reize können sehr wohl unterscheidbar sein, ohne daß eine spontane Präferenz besteht), darf man sich hier nur auf die Ergebnisse der reinen Dressurwahl stützen.

Um diese Frage zu klären, wurden drei Wahlunterscheidungs-Niveaus gewählt - 4,8 und 12% - und die dazugehörige chromatische Reinheit in Abhängigkeit von der Wellenlänge bestimmt. Das Ergebnis ist in der Abbildung 19 zu sehen; die Richtung der Spektralfarben wurde wieder aus der Farbtafel übernommen. Die Entfernung vom Weißpunkt entspricht der chromatischen Reinheit bei den unterschiedlichen Wahl-niveaus und die Abbildung stellt somit Höhenlinien der gesamten Dressurwahl (Abbildung 16a) dar.

Die inkrementelle Schwelle hängt sehr stark von der Wellenlänge ab: bei 311.5 nm ist sie am Größten (CR=15.3% beim Unterscheidungs-niveau 12%), bei 476.0 nm am Kleinsten (CR=1% bei 12% Unterscheidung). Da die Verbindungslinien zwischen gleichen Schwell-niveaus fast parallel verlaufen, spielt die Definition, wo man die Schwelle anlegt, nur eine untergeordnete Rolle.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Daumer (1956) besitzt also UV offensichtlich eine geringe "Färbekraft", dies liegt bei meinen Ergebnissen aber daran, daß das Weiß der Xenonlampe mehr langwelliges als kurzwelliges Licht enthält und somit etwas in Richtung blaugrün verschoben ist (siehe Farbtafel, Abbildung 12).

Mit Hilfe der inkrementellen Schwelle läßt sich nun überprüfen, inwieweit die Farbtafel der Rezeptoreregungen auch Wahrnehmungsabstände richtig darstellt. Wie bereits oben beschrieben, stimmt der Abstand der Spektralfarben sehr gut mit der Wellenlängenunterscheidungsfunktion der Bienen überein. Gibt es nun auch eine Korrelation zwischen inkrementeller Schwelle der Sättigungswahrnehmung und Abstand der Reize in der Farbtafel?

Bildet man aus den chromatischen Reinheiten bei einem Wahlunter-

schied von 12% und aus den Abständen des Xenonlicht-Farbortes zum Spektralfarbenzug Wertepaare, so erhält man daraus bei Annahme einer Proportionalität der Paare einen Korrelationskoeffizienten von $r=0.69$. Mit dem F-Test läßt sich nun prüfen, ob diese Korrelation verschieden von der Nullhypothese ($r=0$) ist.

Für den zweiseitigen Test ergibt sich eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.05$ für die Ablehnung der Nullhypothese. Somit ist die Korrelation sehr gut und die Farbtafel gibt auch in der Sättigung die Wahrnehmungsabstände richtig wieder.

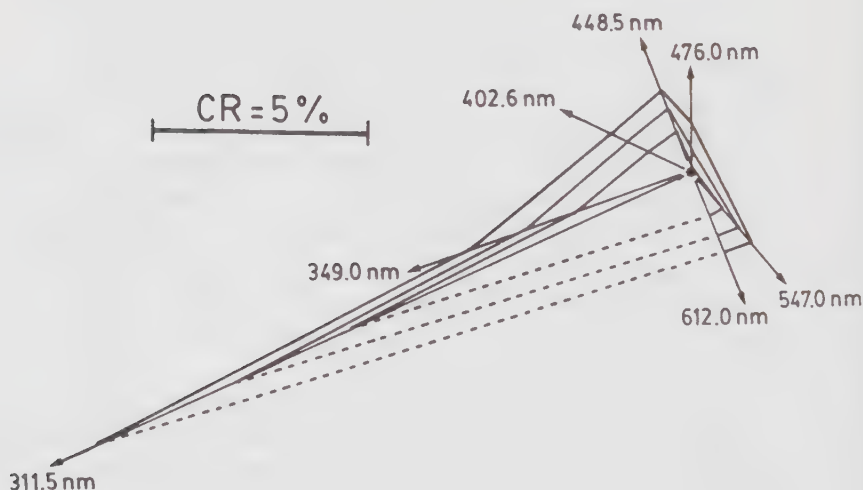


Abbildung 19: Höhenlinien aus Abbildung 16a für eine Wahlhäufigkeit des Weißlichts von 54%, 58% und 62%. Der Abstand vom Weißpunkt (*) gibt die nötige chromatische Reinheit der Farben wieder. UV muß in deutlich höherer chromatischer Reinheit geboten werden um gleich gut von weiß unterschieden werden zu können, wie die anderen Wellenlängen. Die Richtung der Wellenlängen wurde aus der Farbtafel entnommen.

5.4.5 Farbsättigung

Im vorigen Kapitel wurde der Wahrnehmungsabstand konstant gehalten und es wurde untersucht, welche chromatische Reinheit zu diesem Wahrnehmungsabstand führt. Man kann nun aber auch die chromatische Reinheit konstant halten und fragen, wie groß der Wahrnehmungsabstand für diese Reinheit ist. Wählt man als chromatische Reinheit einen Wert von 100% (reine Spektralfarbe), so lassen sich die Ergebnisse sehr leicht mit der menschlichen Farbtafel (Abbildung 4) vergleichen.

Die Parameter A_1 der Dressurwahl (siehe auch Abbildung 15, 16a und Kapitel 5.4.1) geben nun den Wahlunterschied zwischen dem Xenonweiß und den getesteten Spektralfarben wieder. Da der Wahlunterschied in Prozent jedoch ein sehr stark nichtlineares Maß ist (sigmoider Verlauf der Unterscheidungsfunktion), wurden die Werte in Probit (siehe Kapitel 4.2) umgerechnet.

Diese Wahlabstände in Probit sind nun in der Abbildung 20 für die verschiedenen Spektralfarben dargestellt. Die Richtung der Spektralfarben sowie der Abstand zwischen dem Xenonweiß und einem idealen (quantengleichen) Weiß wurde wiederum der Farbtafel entnommen. Auf dem Radius ist der Wahrnehmungsabstand aufgetragen, wobei der Punkt Xe dem Wert drei (=50%) und der Kreis dem Wert sechs (=100%) entspricht.

Die punktierte Fläche der Abbildung 20 gibt nun den Bereich aller möglichen Wahrnehmungsabstände zum Weiß wieder. Da zwischen den Werten bei den gemessenen Farben interpoliert wurde, ist der Verlauf zwischen 476.0 nm und 547.0 nm zwangsweise auch der unsicherste Bereich, über den sich am Wenigsten aussagen läßt.

In der menschlichen Farbtafel variiert die Sättigung zwischen $S=7$ bei 585 nm und $S=17$ bei 430 nm, also ungefähr um einen Faktor von 2.4 zwischen Minimum und Maximum der Sättigungswahrnehmung.

Für die Biene ergibt sich ein Faktor von 1.13 zwischen dem minimalen Unterschied zwischen Weiß und 311.5 nm (1.18 Probit) und dem maximalen Unterschied bei 448.5 nm (1.53 Probit). Da jedoch nur bei sieben verschiedenen Wellenlängen ein Abstand zwischen Weiß und der Spektralfarbe bestimmt werden konnte, sollte man nur die ungefähre Größenordnung der beiden Faktoren miteinander vergleichen. Auf dieser Basis darf man zumindest annehmen, daß sich die Sättigungsunterschiede der Spektralfarben bei Biene und Mensch im gleichen Rahmen bewegen, d.h. es gibt auch bei der Biene keine Spektralfarbe mit einer im Vergleich zum Mittel extrem hohen oder extrem niedrigen Sättigung.

Störend ist bei dieser subjektiven Farbtafel, daß ein großer Teil der zu Verfügung stehenden Unterscheidungsmöglichkeit offensichtlich nicht ausgenutzt wird. Dies liegt jedoch an dem großen Anteil von Neutralwahlen im Experiment, auf die rechnerisch nicht korrigiert werden konnte. Die tatsächliche Unterscheidbarkeit von Weiß und den Spektralfarben ist sicherlich viel besser. Da jedoch der Anteil von Neutralwahlen (siehe Definition von Neutralwahlen; Kapitel 3.6 und 5.4.1) nichts mit der Testalternative zu tun hat, würde eine solche Korrektur nur die Größe der Fläche aller Farben verändern, nicht jedoch deren Form.

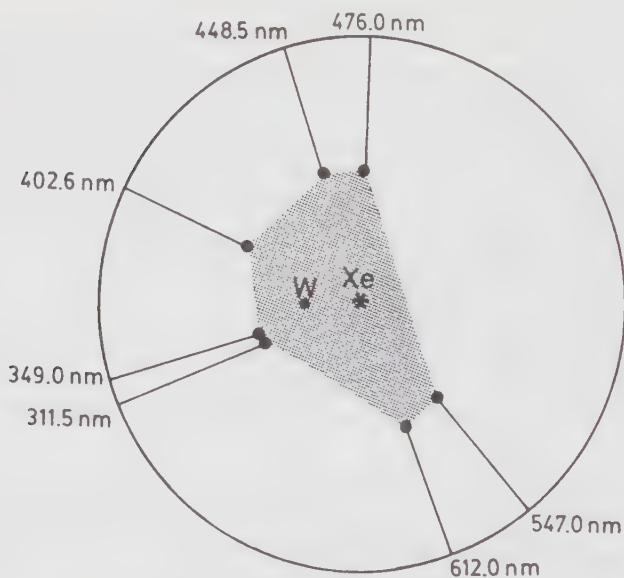


Abbildung 20: Subjektive Farbtafel der Biene. Als Maß der Farbsättigung wurde die Asymptote der Vergleichswahlen gewählt. W - Neutral (weiß) Punkt; Xe - Xenonlampe. Die Richtung der Farben wurde wiederum der Farbtafel entnommen; die Einteilung der Radien entspricht nicht direkt den Wahlprozenten, sondern es wurde aus Gründen der empfindungsgemäßen Gleichabständigkeit eine Probittransformation (siehe Kapitel 4.2) der Wahlprozent durchgeführt.

5.5 Kritik am Experiment und der Schlußfolgerung

Eine genaue Angabe von Farben gleicher Sättigung in mehreren Abstufungen wie bei den DIN-Farbtafeln ist noch nicht möglich, hierzu müssten mit einer Apparatur, die zwei Strahlengänge mit Mischlichtern enthält, weitere Schwellen bestimmt werden. Auch ist der Verlauf der Unterscheidungsfunktion bei sehr geringen chromatischen Reinheiten noch zu ungenau bestimmt. Zusammenfassend läßt sich jedoch sagen, daß die Bienen die Sättigung von Farben wahrnehmen können und daß dieser Parameter unabhängig von der Helligkeitswahrnehmung und der Wahrnehmung des Farbtons ist. Auch scheint die Form der Farbtafel (Sättigung der Spektralfarben) der menschlichen Farbtafel im Prinzip ähnlich zu sein.

Nach diesem ersten Schritt in der Erforschung der Sättigungswahrnehmung bleiben noch viele Fragen offen. Neben der genaueren Bestimmung der Wahrnehmung geringer chromatischer Reinheiten und der Messung weiterer inkrementeller Schwellen wäre es sicherlich interessant zu wissen, ob die Wahrnehmung der Sättigung helligkeitsabhängig ist.

Wir wissen z.B. von uns, daß stark gesättigte Farben scheinbar heller sind als ungesättigte (Helmholtz-Kohlrausch-Effekt) und daß auch die Sättigung der Farben im mittleren Helligkeitsbereich stärker ist, als bei dunklen oder sehr hellen Lichtern (Aufbau der Farbatlanten von Munsell und Ostwald).

Die Existenz eines achromatischen Bereiches bei der Biene (Menzel 1981) deutet zumindest darauf hin. Wie sieht aber nun die Sättigungswahrnehmung in der Übergangszone vom achromatischen zum chromatischen Bereich aus?

Interessant wäre weiterhin sicherlich auch die Frage nach der Sättigung von Purpurfarben, wobei hier jedoch eine andere Definition von chromatischer Reinheit gefunden werden müsste.

6 Zusammenfassung

Bienen wurden in Laufgängen auf farbige und weiße Lichtreize dressiert, wobei gezeigt werden konnte, daß

1. Bienen sowohl farbige als auch weiße Reize in dieser Situation erlernen können, wobei die Dressur auf Weiß allerdings schwierig ist,
2. die Helligkeitskennlinien in dieser Situation sehr flach verlaufen,
3. die gemessene spektrale Empfindlichkeit vergleichbar mit der aus

anderen Methoden gewonnenen ist,

4. weißes Licht nicht allein nach der spektralen Empfindlichkeit beurteilt wird, sondern anscheinend eine eigene "Farb"-qualität besitzt,
5. sich das Verhalten der auf Weiß gegen gleich helle Mischlichter dressierten Bienen nicht nur nach der Dressur richtet, sondern nach einer zusätzlichen spontanen Komponente,
6. Bienen schon bei sehr geringer chromatischer Reinheit (2 bis 5%) das Mischlicht vom Weißlicht unterscheiden können,
7. sich das Spontanverhalten in Beziehung zu natürlichen Reizen setzen läßt und hier möglicherweise eine ökologische Anpassung (durch Koevolution) vorliegt,
8. die Wahrnehmung der Farbsättigung eine andere Wellenlängenabhängigkeit hat als die spektrale Hellempfindlichkeit,
9. die Sättigung verschiedener Spektralfarben nicht gleich aber untereinander ähnlich ist.

7 Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Randolph Menzel für die Betreuung der Arbeit sowie für viele wertvolle Diskussionen, für die ich auch den Mitgliedern der AG Neurobiologie danken will.

Weiterhin möchte ich mich bei den Herren K. Kunze und B. Lange für den Bau der Laufapparatur sowie bei Herrn Dipl.-Ing. U. Greggers für Hilfe beim Erstellen der elektronischen Ansteuerung der Apparatur und bei meiner Frau für technische Assistenz bedanken.

Der Aufbau der Apparatur wurde aus Mitteln der DFG ermöglicht; ein Teil der Arbeit wurde durch ein Doktorandenstipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes finanziert.

8 Literatur

- Abney W de W (1913) Researches in colour vision. Longmans Green, London.
- Autrum H, Zwehl V von (1964) Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z Vergl Physiol 48: 357 - 384.
- Bobeth H (1979) Dressurversuche zum Farbensehen der Bienen: die Sättigung von Spektralfarben. Dissertation, Freiburg i Br.
- Daumer K (1956) Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. Z Vergl Physiol 38: 613 - 478.
- Daumer K (1958) Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Z Vergl Physiol 38: 413 - 478.
- Deutsche Normen (1964-80) DIN 5033, Teil 1-9: Farbmessung.
- Deutsche Normen (1980) DIN 6164, Teil 1-3: DIN-Farbenkarte.
- De Valois RL (1960) Color vision mechanism in the monkey. J Gen Physiol 43: 115 - 128.
- Engländer H (1941) Die Bedeutung der weißen Farbe für die Orientierung der Bienen am Stand. Arch Bienenkde 22: 81 - 85.
- Frisch K von (1914) Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool J Physiol 37: 1 - 238.
- Fukushi T (1976) Classical conditioning to visual stimuli in the housefly Musca domestica. J Insect Physiol 22: 361 - 364.
- Goldsmith TH, Collins JS, Perlman DL (1981) A wavelength discrimination function for the hummingbird Archilochus alexandri. J Comp Physiol 143: 103 - 110.
- Gouras P, Zrenner E (1979) Enhancement of luminance flicker by color-opponent mechanisms. Science 205: 587 - 589.
- Gouras P, Zrenner E (1981a) Color coding in primate retina. Vision Res 21: 1591 - 1598.
- Gouras P, Zrenner E (1981b) Color vision: A review from a neurophysiological perspective. In: Ottoson D (ed) Progress in sensory physiology. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Govardovskii VI, Zueva LV (1977) Visual pigments of chicken and pigeon. Vision Res 17: 537 - 543.
- Guild J (1931) The colorimetric properties of the spectrum. Phil Trans Roy Soc (London)A 230: 149 - 187.
- Helmholtz H von (1852) On the theory of compound colours. Phil Mag 4: 519 - 534.

- Helmholtz H von (1866) Handbuch der Physiologischen Optik, 1. Ausg. Voss, Leipzig.
- Helmholtz H von (1924) Physiological optics. Trans of 3rd ed. Optical society of america, Rochester.
- Helversen O von (1972) Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J Comp Physiol* 80: 439 - 477.
- Helversen O von, Edrich W (1974) Der Polarisationsempfänger im Bienenauge: Ein Ultraviolettzeptor. *J Comp Physiol* 94: 33 - 47.
- Hemminger H, Mahler P (1980) Psychophysical saturation scales and the spectral sensitivity in human vision. *Psychol Res* 42: 207 - 212.
- Henderson ST (1970) Daylight and its spectrum. Hilger, London.
- Hering E (1878) Zur Lehre vom Lichtsinne. Carl Gerolds Sohn, Wien.
- Hertel H (1980) Chromatic properties of identified interneurons in the optic lobes of the bee. *J Comp Physiol* 137: 215 - 231.
- Hertel H (1982) The effect of spectral light deprivation on the spectral sensitivity of the honey bee. *J Comp Physiol* 147: 365 - 369.
- Hertz M (1937) Beitrag zum Farbensinn und Formensinn der Bienen. *Z Vergl Physiol* 124: 413.
- Jander R (1968) Über die Ethometrie von Schlüsselreizen, die Theorie der telotaktischen Wahlhandlung und das Potenzprinzip der terminalen Cumulation bei Arthropoden. *Z Vergl Physiol* 59: 319 - 356 .
- Kaestner A (1950) Reaktion der Hüpfpinnen (Salticidae) auf unbewegte farblose und farbige Gesichtsstreife. *Zool Beitr* 1: 13 - 50.
- Kaiser W (1975) The relationship between visual movement detection and color vision in insects. In: Horridge GA (ed) The compound eye and vision of insects. Clarendon Press, Oxford, ss 359 - 377.
- Kaiser W, Bishop LG (1970) Directionally selective motion detecting units in the optic lobe of the honey bee. *Z Vergl Physiol* 67: 403 - 413.
- Kaiser W, Liske E (1974) Optomotor reactions of stationary flying bees during stimulation with spectral light. *J Comp Physiol* 89: 391 - 408.
- Kaiser W, Seidl R, Vollmar J (1977) Spectral sensitivities of behavioural patterns in honey bees. *J Comp Physiol* 122: 27 - 44.
- Kevan PG (1978) Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: Richards AJ (ed) The pollination of flowers by insects. Linnean Society Symposium Series No. 6.
- Kien J, Menzel R (1977a) Chromatic properties of interneurons in the optic lobes of the bee. I. *J Comp Physiol* 113: 17 - 34.

- Kien J, Menzel R (1977b) Chromatic properties of interneurons in the optic lobes of the bee. II. J Comp Physiol 113: 35 - 53.
- König A (1894) Über den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. S.-B. Dtsch Akad Wiss, Kl Med Wiss 577 - 598.
- König A, Dieterici C (1892) Die Grundempfindungen in normalen und anomalen Farbensystemen und ihre Intensitätsverteilung im Spektrum. Z Psychol Physiol Sinnesorg 4: 241 - 397.
- Kretz R (1979) A behavioural analysis of colour vision in the ant Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera). J Comp Physiol 131: 217 - 233.
- Kries J von (1905) Die Gesichtsempfindungen. In: Nagel (ed) Handbuch der Physiologie des Menschen. F Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- Kühn A (1924) Zum Nachweis des Farbunterscheidungsvermögens der Bienen. Naturwissenschaften 12: 116 - 118.
- Kühn A (1927) Über den Farbensinn der Bienen. Z Vergl Physiol 5: 762 - 800.
- Kühn A (1933) Über Farbsehen und Anpassung der Körperfarbe an die Umgebung bei Tintenfischen. Nachr Ges Wiss Göttingen Math Phys Kl Biol 1.
- Kühn A (1950) Über Farbwechsel und Farbensinn bei Cephalopoden. Z Vergl Physiol 32: 572 - 598.
- Labhardt T (1974) Behavioural analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in honey bee Apis mellifera. J Comp Physiol 88: 247 - 270.
- Labhardt T, Wehner R (1972) Die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtintensitäten bei Apis mellifera. Revue Suisse de Zool 79: 1068 - 1077.
- Land EH (1977) The retinex theory of color vision. Sci Am 218(6): 108 - 128.
- Land EH (1983) Recent advances in retinex theory and some implications for cortical computations: Color vision and the natural image. Proc Natl Acad Sci USA 80: 5163 - 5169.
- Langer H, Hamann B, Meinecke CC (1979) Tetrachromatic visual system in the moth Spodoptera exempta (Insecta, Noctuidae). J Comp Physiol 129: 235 - 239.
- Lieke E (1981) Graded and discrete receptor potentials in the compound eye of the australian Bulldog-Ant (Myrmecia gulosa). Biol Cybern 40: 151 - 156.
- Maxwell JC (1855a) On the theory of colours in relation to the colour-blindness. Trans Roy Scot Soc Arts 4/III: 394 - 400.

- Maxwell JC (1855b) Experiments on colour, as perceived by the eye, with remarks on colour-blindness. Trans Roy Scot Soc Edinburgh 21/II: 275 - 298.
- Maxwell JC (1860) On the theory of compound colours, and the relations of the colours of the spectrum. Phil Trans Roy Soc (London) 150: 57 - 84.
- Mazokhin-Porshnjakov GA (1966) Recognition of colored objects by insects. In: Bernhard G (ed) The functional organization of the compound eye. Pergamon Press, Oxford.
- Meinertzhagen IA, Menzel R, Kahle G (1983) The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly Sympetrum rubicundulum. J Comp Physiol 151: 295 - 310.
- Menne D, Spatz HC (1977) Colour vision in Drosophila melanogaster. J Comp Physiol 114: 301 - 312.
- Menzel R (1967) Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene. Z Vergl Physiol 56: 22 - 62.
- Menzel R (1973) Spectral responses of moving detecting and "sustained" fibres in the optic lobe of the bee. J Comp Physiol 82: 135 - 150.
- Menzel R (1974) Spectral sensitivity of monopolar cells in the bee lamina. J Comp Physiol 93 : 337 - 346.
- Menzel R (1977) Farbensehen bei Insekten - ein rezeptorphysiologischer und neurophysiologischer Problemkreis. Verh Dtsch Zool Ges 26 - 40.
- Menzel R (1979) Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H (ed) Handbook of sensory physiology, vol VII/6A. Springer, Berlin Heidelberg New-York, ss 503 - 580.
- Menzel R (1981) Achromatic vision in the honeybee at low light intensities. J Comp Physiol 141: 389 - 393.
- Menzel R, Lieke E (1983) Antagonistic color effects in spatial vision of honeybees. J Comp Physiol 151: 441 - 448.
- Menzel R, Snyder AW (1974) Polarized light detection in the bee, Apis mellifera. J Comp Physiol 88: 247 - 270.
- Munsell AH (1905) A color notation. Ellis, Boston.
- Munsell AH (1929) Book of colors. A revision and extension of the atlas of the Munsell color system. Munsell Color Company Inc., Baltimore.
- Neumeyer C (1980) Simultaneous color contrast in the honeybee. J Comp Physiol 139: 165 - 176.
- Neumeyer C (1981) Chromatic adaptation in the honeybee: successive color contrast and color constancy. J Comp Physiol 144: 543 - 553.

- Newton I (1704) Opticks, 1st ed. Smith & Walford, London.
- Ostwald W (1923/24) Farbnormen-Atlas. Unesma, Leipzig.
- Richter M (1981) Einführung in die Farbmatrik, 2. Aufl. W de Gruyter, Berlin New York.
- Rodieck RW (1973) Color vision. In: The vertebrate retina: principles of structure and function. WH Freeman and Company, San Francisco.
- Runge PO (1840) Farbenlehre 1806-1810. In: Hinterlassene Schriften von PO Runge. Perthes, Hamburg.
- Rushton WAH (1972) Pigments and signals in colour vision. J Physiol (London).220:1 - 31.
- Sachs L (1984) Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. 6.Aufl. Springer, Berlin Heidelberg New-York.
- Schlecht P (1979) Colour discrimination in dim light: an analysis of the photo-receptor arrangement in the moth Deilephila. J Comp Physiol 129: 257 - 267.
- Schwind R, Schlecht P, Langer H (1984) Microspectrophotometric characterization and localization of three visual pigments in the compound eye of Notonecta glauca L. (Heteroptera). J Comp Physiol 154: 341 - 346.
- Speranskaya NI (1959) Determination of spectrum color coordinates for twenty-seven normal observers. Optics and Spectroscopy 7: 424 - 428.
- Stiles WS (1955) The basic data of colour-matching. Year Book, Phys Soc (London), ss 44 - 65.
- Stiles WS, Burch JM (1959) N.P.L. colour-matching investigation: Final report. Optica Acta 6: 1 - 26.
- Walls GL (1942) The vertebrate eye. The Canbrook Institute of Science, Bloomfield, Michigan.
- Wiesel TN, Hubel DH (1966) Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. J Neurophysiol 32: 1115 - 1156.
- Wright WD (1927/28) A trichromatic colorimeter with spectral primaries. Trans Opt Soc (London) 29: 225 - 241.
- Wright WD (1928/29) A re-determination of the trichromatic coefficients of the spectral colours. Trans Opt Soc (London) 30: 141 - 159.
- Wright WD (1929/30) A re-determination of the mixture curves of the spectrum. Trans Opt Soc (London) 31: 201 - 211.
- Young T (1802) On the theory of light and colours. Phil Trans Roy Soc 92: 12 - 48.

Zrenner E, Gouras P (1981) Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vision Res* 21: 1605 - 1609.

Lebenslauf

- 9.4.52 geboren in Berlin als Sohn des Erich Lieke und seiner Ehefrau Gisela Lieke geb. Klehm.
- 1959-1965 Besuch der Grundschule in Berlin
- 1965-1972 Besuch des Gymnasiums (math./naturwissenschaftl. Zweig) in Berlin
- 1972 Abitur
- 1972-1980 Studium der Biologie an der Freien Universität Berlin
- 1980 Abschluß des Studiums mit dem Diplom
- 1980-1984 Aufbaustudium mit dem Ziel der Promotion
- 1984 Heirat mit Frau Heike Lieke geb. Conrad

